



TITLE:

知覚的運動情報の検出過程と運動
情報の相互作用に関する研究(
Dissertation_全文)

AUTHOR(S):

大谷, 芳夫

CITATION:

大谷, 芳夫. 知覚的運動情報の検出過程と運動情報の相互作用に関する研究. 京都大学, 1998, 博士(人間・環境学)

ISSUE DATE:

1998-03-23

URL:

<https://doi.org/10.11501/3135692>

RIGHT:



視覚的運動情報の検出過程と
運動情報の相互作用に関する研究

大谷 芳夫

視覚的運動情報の検出過程と
運動情報の相互作用に関する研究

大谷 芳夫

目次

序章：本研究の目的と内容	1
第1章 運動視知覚研究の展開と本研究の位置づけ	3
1.1 視覚的運動情報検出の基本的枠組み	3
1.1.1 Reichardt型運動検出器	3
1.1.2 運動検出器と明暗コントラスト検出器	8
1.2 ヒトの視覚系における運動検出器	14
1.2.1 局所的運動情報の検出：1次・2次運動検出器	14
1.2.1.1 精緻化Reichardt型検出器	14
1.2.1.2 1次運動検出器と運動知覚現象	18
1.2.1.3 ドリフトバランス刺激と2次運動検出器	19
1.2.2 大きく離れた刺激要素間の運動検出：特徴対応型運動検出器	20
1.3 1次・2次運動検出器の相互作用	25
1.3.1 Plaid運動	25
1.3.2 確率的RDKにおける時空間加算と協調作用	32
1.4 本研究の位置づけと検討課題	34
1.4.1 Gabor刺激による特徴対応型運動検出器の解析	34
1.4.2 同化現象に見られる運動情報の相互作用の解析	38
1.4.3 2フレーム仮現運動事態による運動知覚の解析の意義	42
第2章 特徴対応型運動検出器の解析	44
2.1 序論	44
2.2 実験2-1：2刺激間の運動知覚の時空間特性	44
2.2.1 方法	45
2.2.1.1 刺激と装置	45
2.2.1.2 手続き	46
2.2.1.3 被験者	47
2.2.2 結果	47
2.2.2.1 運動知覚割合 vs ISI関数の空間周波数依存性	47
2.2.2.2 統制実験：Gabor刺激の提示サイクル数と距離の効果	49
2.2.2.3 輝度コントラストの効果	52
2.2.2.4 順応輝度の効果	55
2.2.3 考察	55
2.3 実験2-2：分裂／融合運動知覚の空間周波数特性	59
2.3.1 方法	59
2.3.1.1 刺激と装置	59

2.3.1.2	手続き	61
2.3.1.3	被験者	61
2.3.2	結果	61
2.3.2.1	2刺激条件・3刺激条件における空間周波数依存性	61
2.3.2.2	補足実験	66
2.3.3	考察	69
2.4	実験2-3：仮現運動知覚における色彩情報の寄与	72
2.4.1	方法	72
2.4.1.1	装置と刺激	72
2.4.1.2	手続き	72
2.4.1.3	被験者	74
2.4.2	結果	74
2.4.2.1	同色・異色条件におけるTTBの輝度コントラスト依存性	74
2.4.2.2	補足実験：提示サイクル数・距離・順応の効果	75
2.4.3	考察	77
2.5	まとめ	80
第3章	1次元運動の同化現象の解析	81
3.1	序論	81
3.2	実験3-1：同化の輝度コントラスト・位相特性	81
3.2.1	方法	83
3.2.1.1	刺激と装置	83
3.2.1.2	手続き	83
3.2.1.3	被験者	84
3.2.2	結果	84
3.2.2.1	輝度コントラスト特性	85
3.2.2.2	位相特性	93
3.2.3	補足実験：単独刺激の方向弁別に対する輝度コントラストの効果	93
3.2.3.1	方法	95
3.2.3.2	結果	95
3.2.4	考察	97
3.2.4.1	同化の輝度コントラスト・位相差特性に関する定式化	97
3.2.4.2	運動の同化と1次運動検出器の促進的相互作用	98
3.2.4.3	関連研究：同化の空間特性	105
3.3	まとめ	108

第4章	2次元運動の同化現象の解析	109
4.1	序論	109
4.2	実験4-1：2次元運動における同化	110
4.2.1	方法	110
4.2.1.1	刺激と装置	110
4.2.1.2	手続き	110
4.2.1.3	被験者	114
4.2.2	結果	114
4.2.2.1	拡大／縮小、回転条件における運動の同化	114
4.2.2.2	1次元運動の同化	117
4.2.2.3	補足実験：2次元運動の同化の角度特性	119
4.2.3	考察	119
4.2.3.1	2次元運動における同化のモデル	119
4.2.3.2	2次元・大域運動検出器の生理学的機構	123
4.2.3.3	単一パターンの方向弁別における異方性	124
4.3	実験4-2：2次元運動における同化の空間特性及び輝度コントラスト特性 ..	127
4.3.1	方法	127
4.3.1.1	刺激と装置	127
4.3.1.2	手続き	130
4.3.1.3	被験者	130
4.3.2	結果	130
4.3.2.1	空間範囲と空間的加算	130
4.3.2.2	空間周波数特性	132
4.3.2.3	輝度コントラスト特性	132
4.3.3	補足実験：'full type'、'pseudo-full type'の誘導刺激による同化	136
4.3.3.1	方法と被験者	137
4.3.3.2	結果	137
4.3.4	考察	143
4.3.4.1	2次元運動の同化の空間範囲と空間的加算	143
4.3.4.2	1次元運動及び2次元運動の同化のメカニズム	148
4.4	まとめ	150
第5章	結論	151
	謝辞	154
	引用文献	155

序章：本研究の目的と内容

我々を取りまく環境に関する視覚的認識は、明るさ・色・形・奥行きなどの様々な知覚の手がかりに基づいて達成されているが、中でも「動き」は特に重要なものの1つである。Nakayama (1985)によれば、網膜に投影される2次元動画像情報の処理は、単に環境内に存在する対象物の動きを知るという働きにとどまらず、対象間の相対的距離及び対象と自己との絶対的距離に関する奥行き知覚、図・地分離や対象の3次元構造に関する形態知覚、環境内における自己運動の知覚、対象を追視するための眼球運動の制御など、実に多様な機能と深く関わっており、視覚的認識の基本的要素となっている。ある程度発達した視覚系を備えた生物を見ても、色彩視や両眼立体視機能を持たないものは多く存在するが、運動視機能を持たないものは知られておらず、「動き」の知覚が環境への適応にとって極めて重要な役割を果たしていることがうかがえる。

これまでに行われてきた心理学的・神経生理学的研究によって、運動が明るさや色などと同様直接的・基本的な知覚的所与であり、ヒトの視覚系には運動情報の処理に特殊化した機構、即ち運動視機構が存在することが明らかにされてきた。さらに、運動視機構は、運動情報の検出、運動情報の相互作用、大域的・2次元運動情報の生成という複数の過程からなる階層構造を持つことが示されてきた。このうち、本研究が対象とするのは、運動情報の検出過程及び運動情報の相互作用の過程である。

視覚的運動情報処理の第1段階である運動の検出過程については、1980年代を中心に心理学的・神経生理学的研究が進展し、輝度の時空間変動という画像の1次統計量が運動情報を持つ刺激に関しては、「1次運動検出器」の応答を定量的に記述できるようになった。また、テクスチャ(肌理)など画像の2次統計量の時空間変動が運動情報を持つ刺激に関しては、1次運動検出器を拡張した「2次運動検出器」のモデルによる解析が試みられている。これに対し、1次・2次運動検出器が応答しないと考えられる、大きく離れた距離にある刺激間の運動や色彩・視差など輝度以外の属性で定義される刺激間の運動、また色彩とテクスチャなど異なる属性で定義される刺激間の運動は、「特徴対応型運動検出器」によって検出されるとされている。この検出器は広い時空間範囲で運動の検出が可能であり極めて多様な刺激に応答するが、その柔軟性の故に実験的解析が困難であり、詳細な構造が明らかになっていない。運動検出過程の全体

像を解明するためには、特徴対応型運動検出器の構造解析を進めることが必要である。

第2段階の運動情報の相互作用についても近年精力的に研究が行われ、相互作用が抑制的・競合過程と促進的・協調的過程という2つの過程によって媒介されていることが示されてきた。これら各過程について、1次・2次運動検出器を構成要素とする定量的モデルがいくつか提案されているが、基礎的知見を蓄積する段階に留まっており、相互作用の全貌を明らかにするには至っていない。さらに、第3段階の大域的・2次元運動情報の生成に関しては、大域運動検出器の存在が示唆されているだけで、その構造と相互作用など大部分が未開拓の研究領域として残されている。これら、特徴対応型運動検出器の構造、1次運動検出器間の相互作用、及び大域運動検出器に関する理解を深めることが本研究の目的である。

本論文では、まず第1章で、視覚的運動情報検出の基本的枠組みと、運動の検出に関わる1次・2次運動検出器及び特徴対応型運動検出器と、運動検出器間の相互作用について述べる。また、運動視機構の全体像を明らかにしようとする試みにおける、本研究の位置づけと検討課題について述べる。

次に、第2章では、特徴対応型運動検出器に関する実験的検討を行い、この検出器の応答が明暗・色彩コントラスト検出過程とどのように関係づけられるかを明らかにする。これにより、特徴対応型運動検出器の構造解析を試みる。

第3章及び第4章では、運動の同化現象を実験的に解析し、1次運動の検出及び検出器間の促進的相互作用の過程を包括したモデルの構築を試みる。このうち第3章では、1次元(並進)運動における同化の刺激依存性を定量的に測定し、その特性を1次運動検出器の応答特性と対応づけることによって、階層的情報処理の中で運動の同化が発現するメカニズムを明らかにする。第4章では、従来報告されてきた1次元運動だけでなく、拡大／縮小、回転などの2次元運動においても同化が生じること、及び2次元運動の同化の刺激依存性を明らかにし、1次運動検出器と大域・2次元運動検出器の促進的相互作用を解析する。第5章では、本研究によって得られた知見を総括し、その意義と残された問題点・今後の研究課題を明らかにし結論とする。

第1章 運動視知覚研究の展開と本研究の位置づけ

物理的な観点からは、対象の運動はその位置の時間的変化として記述される。視覚的情報処理においても、運動の知覚は「位置」と「時間」に関する1次的感覚に基づいて2次的に派生するものであり、明るさや色のような直接的・基本的所与ではないとする立場もある(例えばKinchla & Allan, 1969)。しかし、心理学的・生理学的研究による実験的知見が蓄積されるに従って、運動が他の次元と同様基本的な知覚経験であり、視覚系には運動情報の処理に特殊化した機構が存在すると考えられるようになった。第1章では、運動情報処理機構に関してこれまでに得られた知見を概観し、本研究の位置づけ及び具体的な検討課題について述べる。

1. 1 視覚的運動情報検出の基本的枠組み

1. 1. 1 Reichardt型運動検出器

外界に存在する対象が物理的に運動する場合、通常我々にはそれが「動いて」見える(実運動)。しかし、ものが「動いて」見えるのは対象が物理的に運動している場合には限らない。例えば、踏切の警報機が点滅するのを見ると、我々はしばしば交互に点滅するランプが往復運動しているように知覚する。我々の周囲にあふれている映画・TV・ディスプレイ等の画像提示装置はすべて、物理的には静止した複数の画像を適当な時間間隔で連続的に提示することによって、見かけの「動き」(仮現運動)を作り出している。このようなことから、「ものが動いて見える」のは我々の眼や脳(視覚系)の働きによるのであって、対象の物理的運動は運動の知覚に直接対応するものではないということがわかる。では、視覚系はどのようにして運動の情報を作り出しているのだろうか。

簡単な例として、図1.1に示すように2つの光点をある時空間間隔で提示する場合を考えてみる。時刻 $t=0$ で左側の光点が提示され[図1.1(a)]、それが消えた後、時刻 $t=2$ で右側の光点が提示される[図1.1(c)]。この時空間間隔が適当であれば、2つの光点間に右方向への仮現運動が知覚される。2つの画像(フレーム)から構成されるこのような刺激状況は2フレーム仮現運動事態と呼ばれている。刺激布置の下に描かれているのは視覚系に

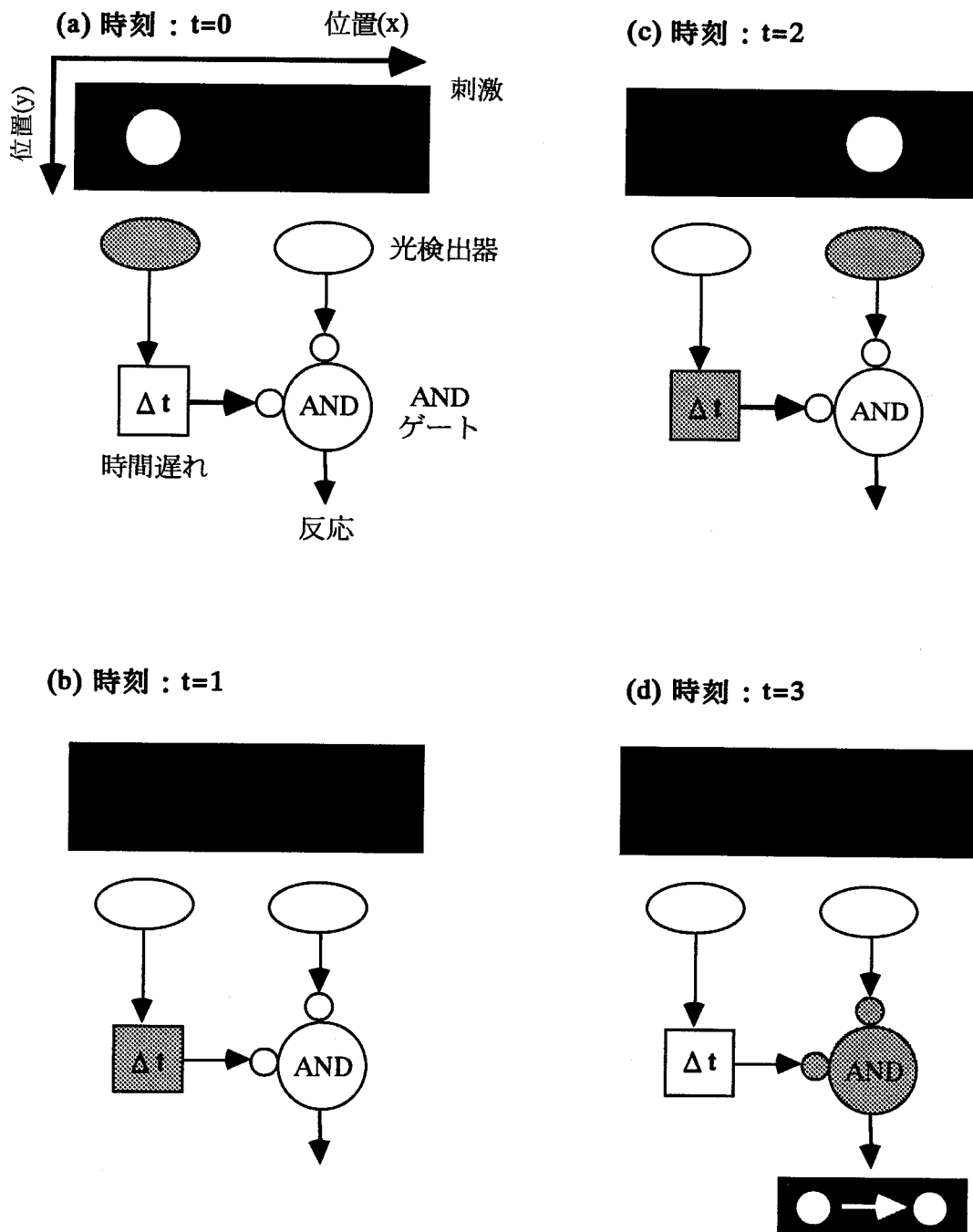


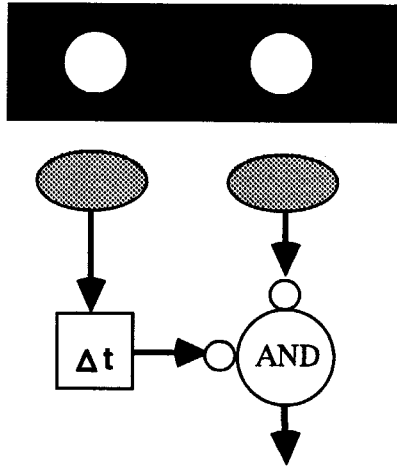
図1.1 視覚的運動情報検出の基本的枠組み(1)

異なる位置に継時的に提示される2つの光点に対する「運動検出器」の応答。この「検出器」は左→右の順に提示される光点に対して応答し、右→左の順に提示される光点に対しては応答しない。説明の詳細は本文参照。

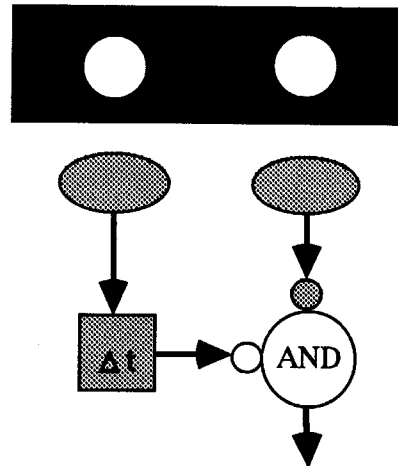
存在すると仮定された「運動検出器」で、各位置で光を検出する要素(光検出器)、光検出器からの信号を時間的に遅らせる要素(時間遅れ)、及び2つの入力を持ち、それらから同時に信号が入ってきたときにのみ応答する要素(ANDゲート)から構成されている。時刻 $t=0$ で提示された光点によって左側の光検出器が応答し[図1.1(a)]、その信号が $t=1$ の時点で時間遅れ要素に到達する[図1.1(b)]。次に、 $t=2$ で提示された光点によって右側の光検出器が応答するが、この時点で左側の光検出器からの信号は時間遅れ要素内にとどまっており、ANDゲートには達していない[図1.1(c)]。最後に、 $t=3$ で時間遅れ要素からの信号と右側の光検出器からの信号(こちらは時間遅れ要素を通過しない)が同時にANDゲートに到達し、検出器応答が生成される。光点の提示順序を逆にすると、左右の光検出器からの信号がANDゲートに到達する時刻が一致なくなり、検出器応答は生成されない。従って、この検出器は右方向への運動に対しては応答するが、左方向への運動には応答しない。また、検出器に含まれる時間遅れ要素とANDゲートの位置を入れ替えれば、左方向への運動に対しては応答するが、右方向への運動には応答しない検出器を作ることができる。

このような検出器は、上述のように運動方向選択的な応答を示すが、真の意味での「運動検出器」とは言えない。なぜなら、図1.2に示したように、2つの光点が同時に、持続的に提示される場合には運動は知覚されないが、ANDゲートからの出力が生成されてしまうからである。真の運動検出器として機能するためには、静止した刺激には応答せず、かつ特定の運動方向に対してのみ応答する必要があるが、これは図1.3に示すように、図1.1の検出器とその鏡映対象な検出器を組み合わせ、出力の差をとる過程をつけ加えることによって実現できる。この図式では、同時に提示される2刺激に対しては両経路が応答しその差が0となるため、検出器応答は生成されない。各刺激が継時的に提示される場合は、その提示順序によって右または左の運動検出経路のいずれか一方のみが応答するために、差をとる過程の出力の符号によって運動方向の情報を伝達することが可能である。また、光検出器の空間間隔及び時間遅れ要素による遅れの長さを変化させれば、速さの異なる刺激に応答する検出器を構成することができる。さらに、生物の視覚系は時間解像度に上限がある(無限の細かさで刺激画像の時間的サンプリングを行えない)ことを考えれば、実運動刺激の処理も、細かい時空間スケールで見ればこの図式の中で扱うことが可能である。以上のことから、理論的には図1.3が

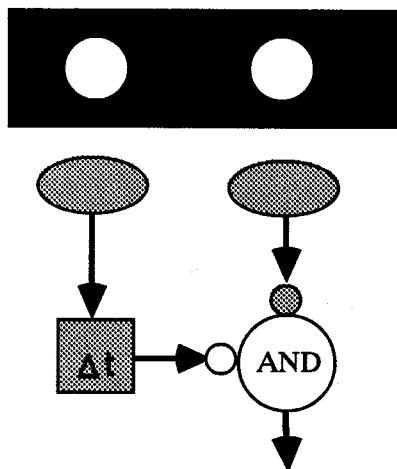
(a) 時刻 : $t=0$



(c) 時刻 : $t=2$



(b) 時刻 : $t=1$



(d) 時刻 : $t=3$

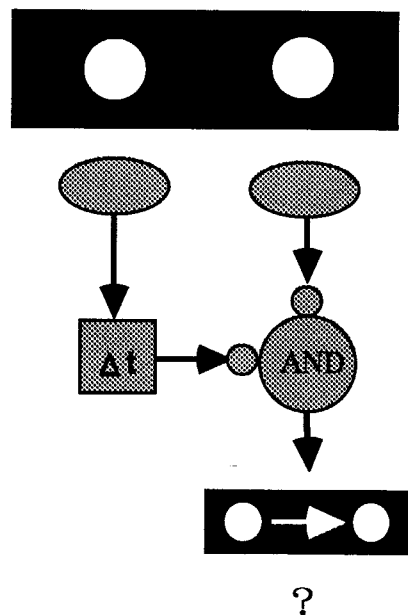


図1.2 視覚的運動情報検出の基本的枠組み(2)

図1.1の「運動検出器」は、同時に、持続的に提示される2つの光点に対しても応答する。説明の詳細は本文参照。

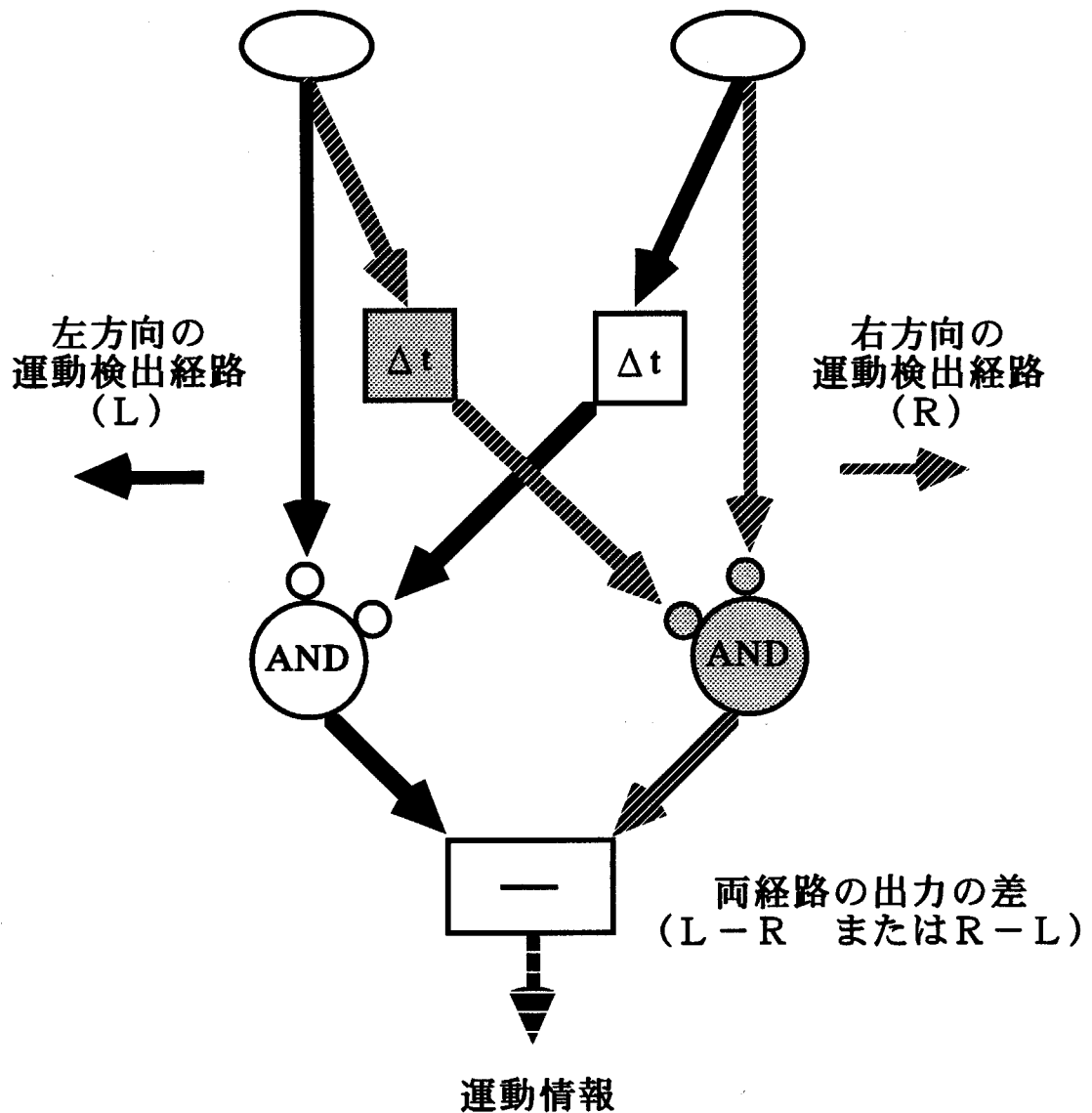


図1.3 視覚的運動情報検出の基本的枠組み(3)

図1.1の検出器とその鏡映対象なものを組み合わせて、各検出器の出力の差をとる過程を組み合わせた図式。これにより、静止した2光点には応答せず、かつ刺激の運動方向によって応答の符号が変化する、真の「運動検出器」を構成することができる。説明の詳細は本文参照。

視覚的運動情報を検出するための基本的図式であると言える。

生体の視覚系が実際にこのような図式に従って運動情報の検出を行っていることが、Reichardt(1959)とその共同研究者たちによって初めて明らかにされた。彼らは昆虫(ハエ)のoptomotor反応(視覚情報による姿勢制御)の解析に基づいて、図1.4に示すモデル(Reichardt型運動検出器)を提案した。各要素の表現には多少の違いがあるものの、このモデルも、光検出器(図1.4の'Receptor'に対応)、時間遅れ要素('H_A'、'H_B'), ANDゲート('Multiplication units'), 及び2つの経路の差をとる過程('Subtraction unit')を主要な構成要素としているという点で、本質的には図1.3の図式に基づいたものであると言える。Reichardt型検出器は昆虫の視覚系に関するモデルではあるが、生体の応答を定量的に予測でき、かつその思想が一般性を持つものであったために、ヒトを含む多くの生物の運動検出過程に関する実験的・理論的研究に多大の影響を与えた。

1. 1. 2 運動検出器と明暗コントラスト検出器

図1.1の図式では、運動検出器の第1段階として、各位置での刺激を検出する要素として光検出器を仮定した。Reichardt型運動検出器でも、刺激の検出を行うのは個々の個眼であり、それぞれは光があたった時にのみ応答する。これに対し、ヒトを含む霊長類(あるいはその他のほ乳類)の視覚系では、運動情報の抽出に先立ち網膜段階で既にある程度の明暗情報処理が行われ、光の空間分布から明暗コントラストの抽出が行われている^{*}。従って、ヒトの視覚系における運動検出器を考える場合、その第1段階として単純な光検出器ではなく空間構造を持った明暗検出器を考える必要がある。

図1.5は網膜の出力段階である神経節細胞の光刺激に対する応答を示したものである。明暗検出の最初期段階で光刺激を受容し生体信号(電気信号)に変換する個々の光受容器(錐体・桿体)は、光を受けたときに応答するという点では図1.1の光検出器と同一である。一方、神経節細胞は仲介細胞(図では省略)を介して複数の光受容器と結合している。ある神経節細胞が結合している光受容器の空間的広がり、その細胞の応答に影響を及ぼす網膜上(あるいは視野内)の範囲を規定するが、これは受容野(Receptive field)と呼ばれている。受容野内の光受容器・神経節細胞間の結合には興奮性・抑制性の2種があ

^{*}ヒトやサル(霊長類)の視覚系では、網膜の出力段階である神経節細胞や大脳の中継核である外側膝状体の神経細胞は運動方向選択性を示さない。運動方向選択的な細胞が存在するのは第1次視覚野レベル以降であることから、ヒトの視覚系では、運動情報は脳レベルで抽出されと考えられている。

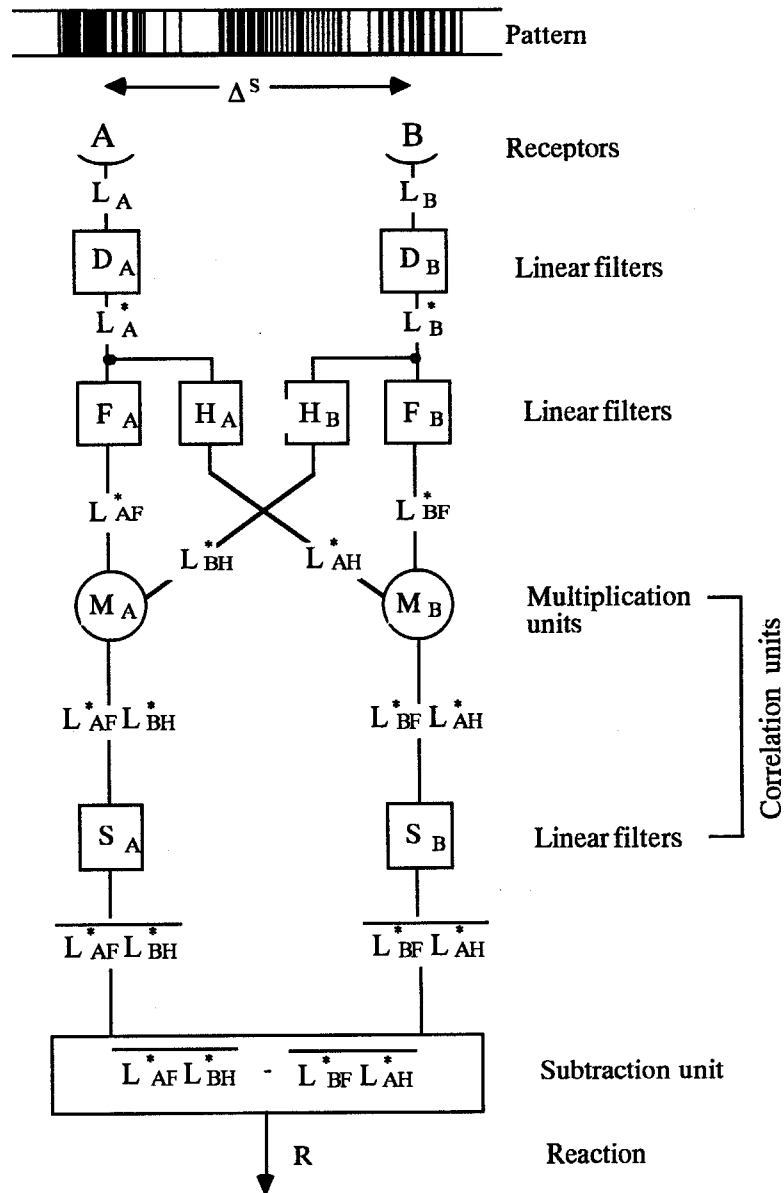


図1.4 Reichardt型運動検出器 (Reichardt, 1959)

Reichardt型運動検出器では、まず刺激(Pattern)の局所的な輝度情報がある距離(Δs)だけ離れた2つの個眼(Receptors; A, B)によって符号化され、時間的に変化する生体情報 L_A 、 L_B に変換される。 L_A 、 L_B は次に特定の周波数帯域の情報のみを通過させる時間フィルター(Linear filters; D, F)を通過し、個眼A、Bの応答の相関をとる過程(Correlation units)に送られる。このうち M_A では、個眼Aからの応答と個眼Bからの応答(フィルター H_B により時間的な遅れが生じている)の相関をとることによって、個眼BからA方向への運動情報が抽出される。 M_B では逆にAからB方向への運動情報が抽出される。両経路の信号はさらにSによって時間的にフィルタリングされ、ある時間範囲内の信号の平均値となり、最終段階の過程(Subtraction)でその差が求められる。生体のoptomotor反応(Reaction)は検出器応答の符号によって決定される。図の四角または円で囲まれた要素はフィルターまたは処理ユニットを示し、その他はフィルター・処理ユニットの入出力信号を示している。

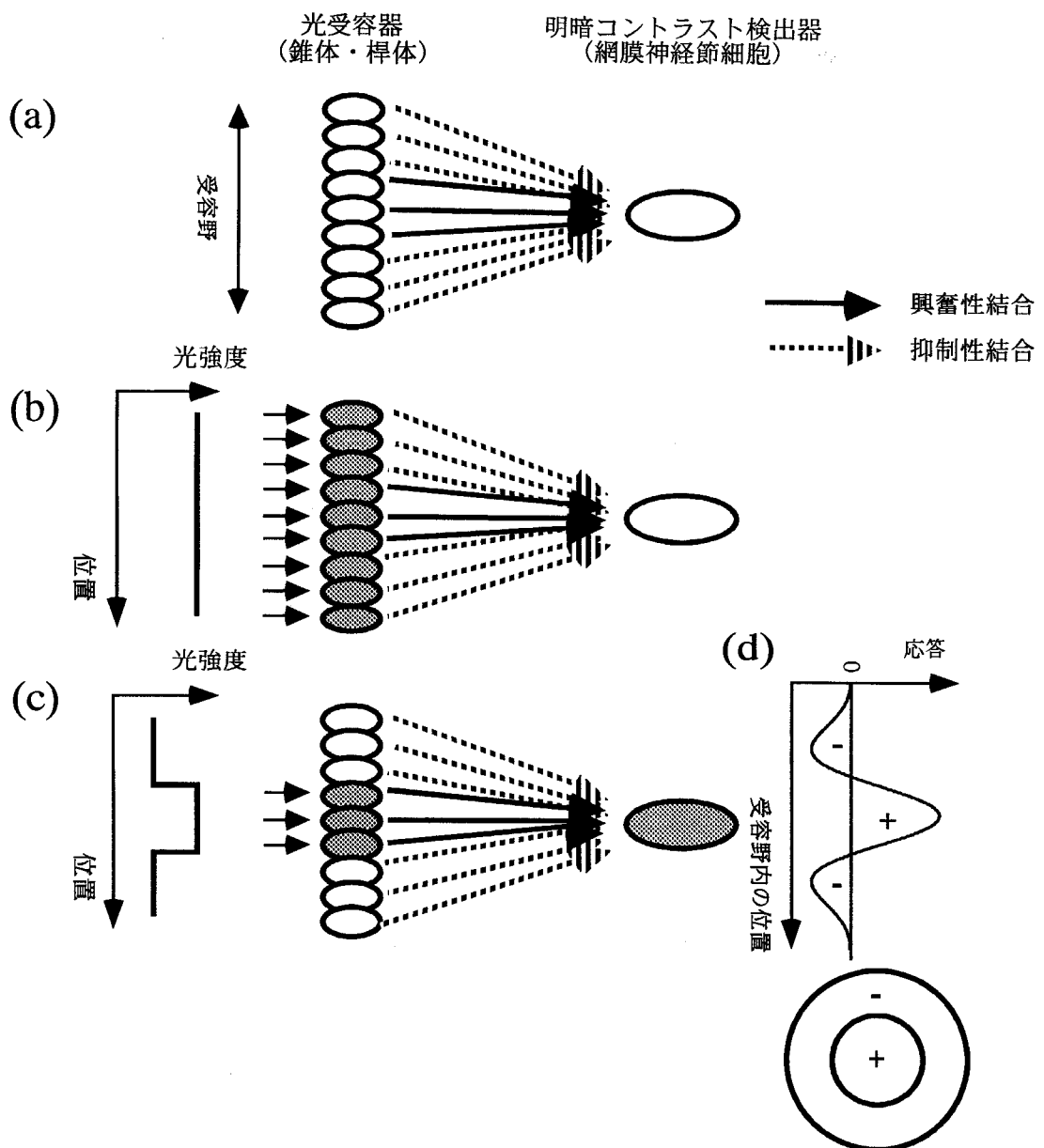


図1.5 光刺激に対する網膜神経節細胞の応答特性

- (a) 光受容器と網膜神経節細胞の結合の図式。個々の神経節細胞は複数の光受容器と結合しており、結合の空間的広がりを受容野と呼ばれる。受容野内部の光受容器・神経節細胞間の結合の種類として、興奮性結合と抑制性結合の2種がある。この例では、受容野中心が興奮性結合、周辺が抑制性結合となっている。
- (b) 受容野全体をおおうような光刺激に対する神経節細胞の応答。(a)のような受容野構造を持つ神経節細胞は、このような光刺激に対してはたとえその強度が強くても応答しない。
- (c) 受容野中心のみをカバーする光刺激に対する神経節細胞の応答。このような刺激に対しては、神経節細胞は大きな応答を示す。
- (d) 神経節細胞の受容野構造。受容野内に提示された光刺激に対する神経節細胞の応答(興奮・抑制)を刺激位置の関数として図示したもの。これは神経節細胞が最もよく応答する刺激光の空間プロファイルとして見ることもできる。

り、前者では光受容器の応答が神経節細胞の興奮を引き起こすような情報伝達が、後者では光受容器の応答が神経節細胞の興奮を抑制するような情報伝達が行われる。図1.5(a)は受容野中心部が興奮性結合、周辺部が抑制性結合となっている場合の例であるが、このような受容野構造を持つ神経節細胞は受容野全体をおおう一様な光刺激に対しては、たとえその強度が強くてもほとんど反応を示さない[図1.5(b)]。一方、このような神経節細胞は、受容野中心のみを刺激する光刺激に対して強い応答を示すことになる[図1.5(c)]。図1.5(d)は、受容野内の各位置に提示された光刺激が神経節細胞をどの程度興奮させるか(+)、あるいは抑制するか(-)を図式的に示したものであるが、これはその神経節細胞を最も強く興奮させる刺激光の空間プロフィールとして見ることも可能である。即ち、暗い背景上に提示される明るい刺激が最適なものとなる^{*}。このように考えると、神経節細胞はその受容野構造に一致する特定の光パターンの情報だけを伝える、1種の空間フィルターとしての機能を果たしていると言える。ヒトの視覚系はその初期段階に、光の絶対的な強度ではなくその空間的变化をとらえる明暗コントラスト検出器を備えていることになる。

網膜段階での受容野は同心円型の形状を持っているが、大脳第1次視覚野レベルではこれらがさらに空間的に組み合わされて、方位(傾き)選択的な受容野が構成される。図1.6は、第1次視覚野の細胞の受容野構造を図式的に示したものであるが、受容野が垂直方向に配置された4つの神経節細胞からの入力を受ける第1次視覚野細胞は垂直方向の線分やエッジが最適刺激となるような受容野構造を持つことになる。この段階では各細胞は明暗コントラスト検出器であると同時に方位検出器としての機能を持つことになる。また、図1.6は神経節細胞の受容野サイズの変化に伴って、第1次視覚野細胞の受容野サイズも変化し、空間的に広い範囲での変化をとらえる明暗コントラスト検出器(図の上段)や、狭い範囲での変化をとらえる検出器(図の下段)が構成されることも示している。ヒトやサルの視覚系では、このような方位選択的な受容野を持つ第1次視覚野細胞が、運動方向選択的な応答を示す最下位のものとされている(Hubel & Wiesel, 1962)。

ヒトの視覚系に関する以上のような生理学的知見を考慮すると、ヒトの運動検出器

^{*} 受容野内部での興奮性・抑制性結合の領域が逆転すれば、神経節細胞は明るい背景上の暗い刺激に応答することになる。このような細胞が図1.5に示したタイプとほぼ同数存在することが知られている。

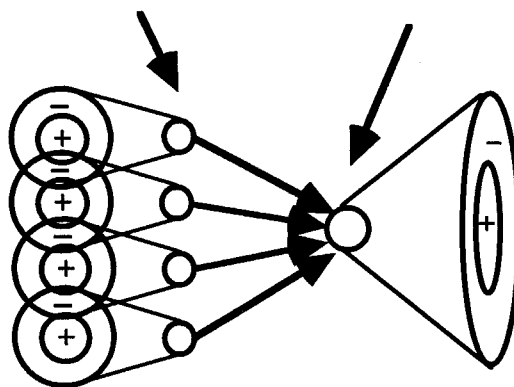
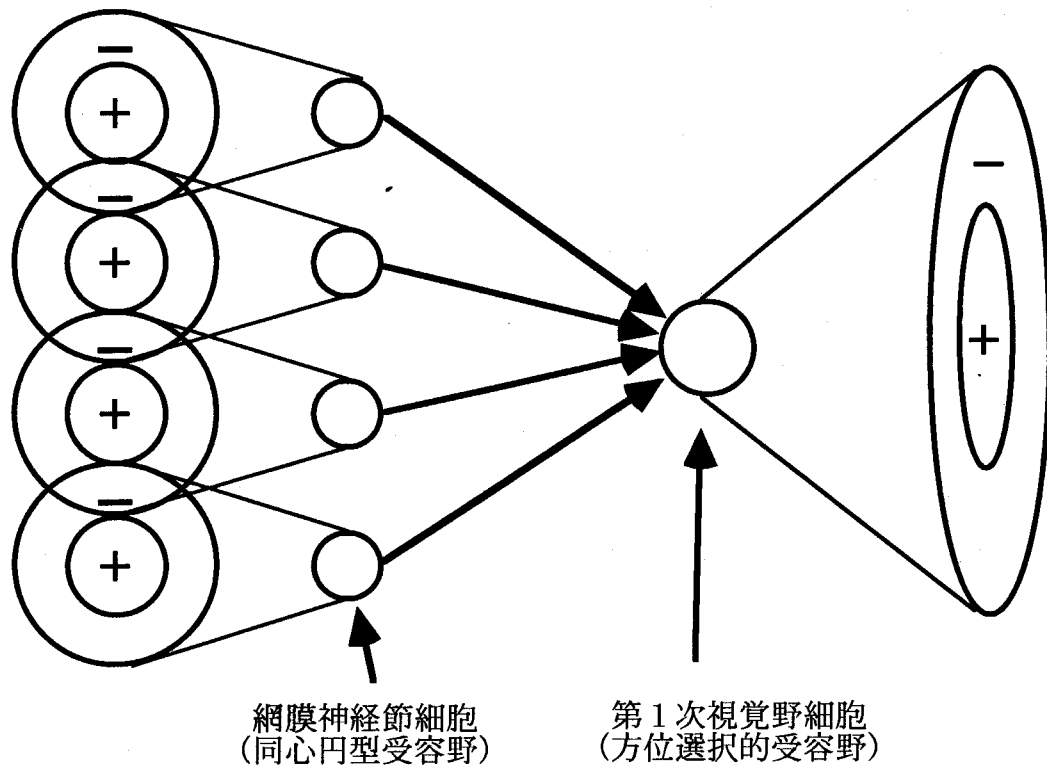


図1.6 第1次視覚野細胞の受容野構造

第1次視覚野レベルでは、神経節細胞の同心円型受容野を結合することによって、方位選択的な受容野が構成される。また、神経節細胞の受容野サイズによって、第1次視覚野細胞の受容野サイズも変化する。ヒトの運動検出器は、このような方位選択的・サイズ(空間周波数)選択的な明暗コントラスト検出器の出力を受けて動作すると考えられる。

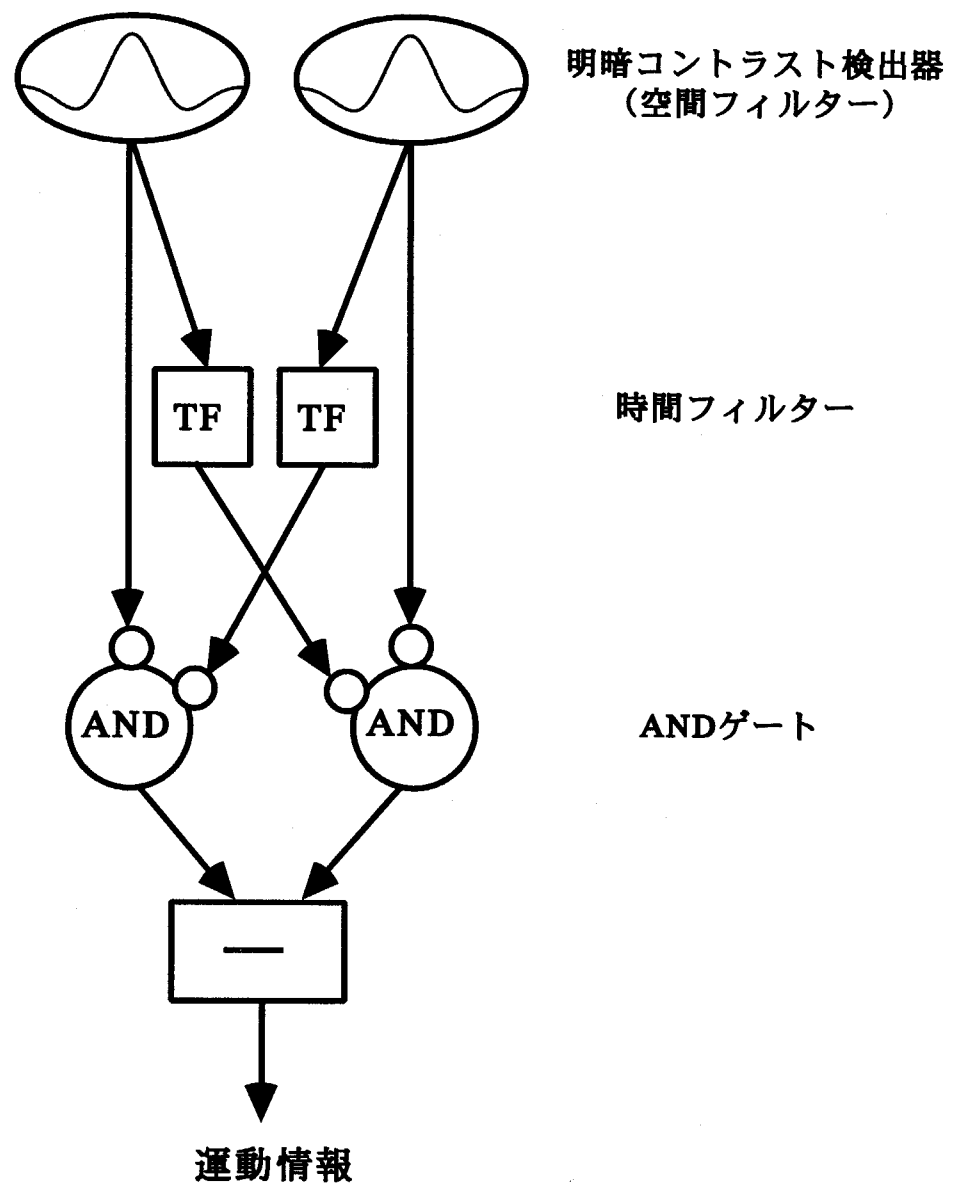


図1.7 視覚的運動情報検出の基本的枠組み(4)

下位過程として空間的な受容野構造を持つ明暗コントラスト検出器を仮定した運動検出器の基本構造。説明の詳細は本文参照。

は、図1.7に示すような基本的構造を持つと考えられる。ここでは、図1.1~1.3で仮定した単純な光検出器が、空間構造を持った明暗コントラスト検出器(空間フィルター)に置き換えられている。また、時間遅れ要素も、空間フィルターの応答を単純に遅らせるだけのものではなく刺激の時間的な変化を処理する下位過程によって発現する機能を表現していると考えられることから、時間フィルター(TF; Temporal Filter)として表されている。このような図式は、現在の運動視研究に共通の枠組みとして広く受け入れられている。

1. 2 ヒトの視覚系における運動検出器

1. 2. 1 局所的運動情報の検出：1次・2次運動検出器

1. 2. 1. 1 精緻化Reichardt型検出器

昆虫の複眼における運動検出過程はReichardt型運動検出器として1960年代までに定式化されていたが、80年代中期にはこれをヒトの視覚系に適用しようとする試みが相次いで行われた。その成果は、1985年に刊行された*Journal of the Optical Society of America*誌の特集'Image Motion'にまとめられている。これらの研究は、現在では1次運動検出器(first-order motion detector)と呼ばれる、輝度の時空間変動から運動情報を検出する過程の定式化を目指したものであった。

van Santen & Sperling(1984, 1985)は、Reichardt型検出器で生じるaliasingの問題を取り上げた。Aliasingは「異名現象」あるいは「標本化歪み」と訳されるが、連続的な信号を離散的に標本化する場合、信号の周波数が標本化周波数の2倍以上となるとときに生じる現象である。図1.4のReichardt型検出器に連続的に運動する正弦波格子パターンを刺激として与える場合を考えると、入力パターンの周期(空間周波数の逆数)が標本化間隔(個眼間の距離)の2分の1以下になると、標本化された信号には原刺激に存在しない見かけ上の低周波成分が現れてくる。Reichardt型検出器はこの見かけ上の成分に応答し、刺激の物理的運動とは逆方向の運動を検出することになるが、ヒトの視覚系ではこのような現象は生じない。van Santen & Sperling (1984, 1985)は、ヒトの運動知覚でaliasingが生じないのは、運動検出器の入力段階で刺激の高空間周波数成分が除去されていることによると考え、図1.8に示す精緻化Reichardt型検出器を提案した。このモデルでは、

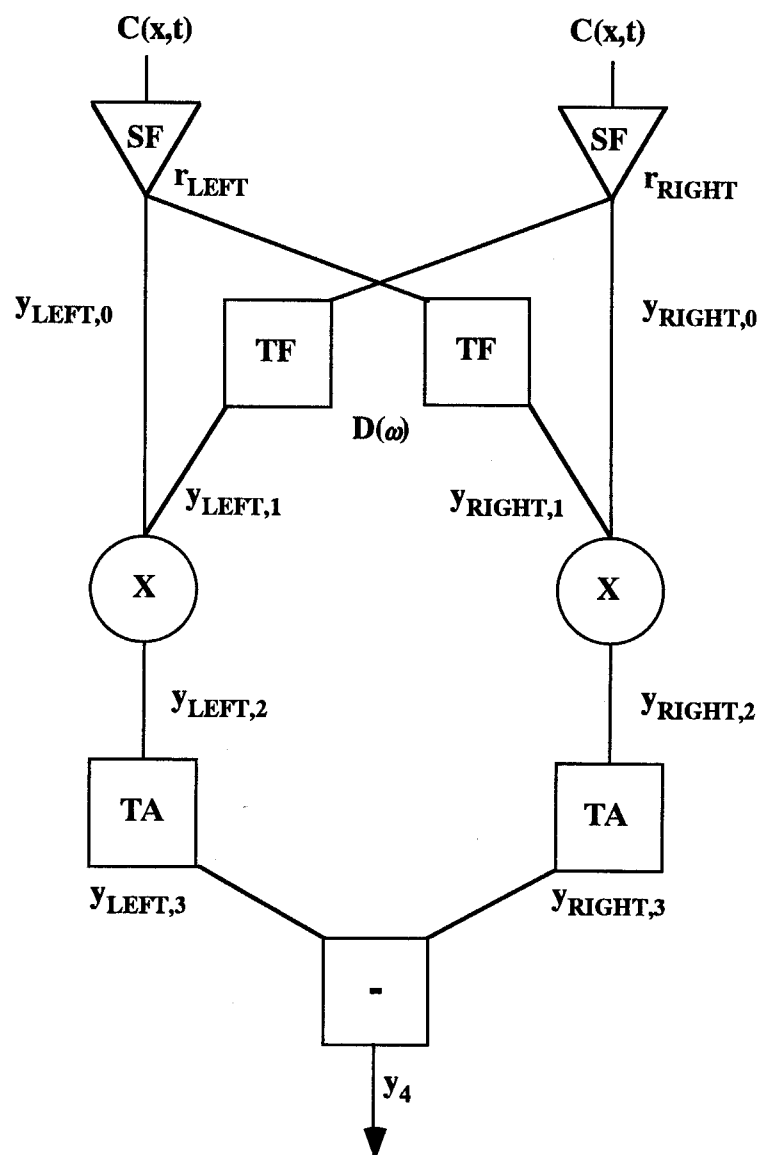


図1.8 精緻化Reichardt型運動検出器 (van Santen & Sperling, 1985)

精緻化Reichardt型運動検出器では、刺激画像 $C(x,t)$ はまず特定の周波数帯域情報だけを通過させる空間フィルター(SF)に入力される。各空間フィルターの出力は同一経路内ではそのまま、経路間では周波数特性が $D(\omega)$ で示される時間フィルター(TF)を通過した後に乗算過程(x)へと送られる。時間フィルターは他の経路から送られる空間フィルター応答に時間的な遅れを生じさせる。これにより、乗算過程の出力は左側の経路では左方向の運動成分を、右側の経路では右方向の運動成分を表現する情報となる。さらに乗算過程の出力は、時間フィルター(TA)によって平均化され、最後にその差が求められる。刺激の運動方向は、減算過程の出力の符号によって決定される。

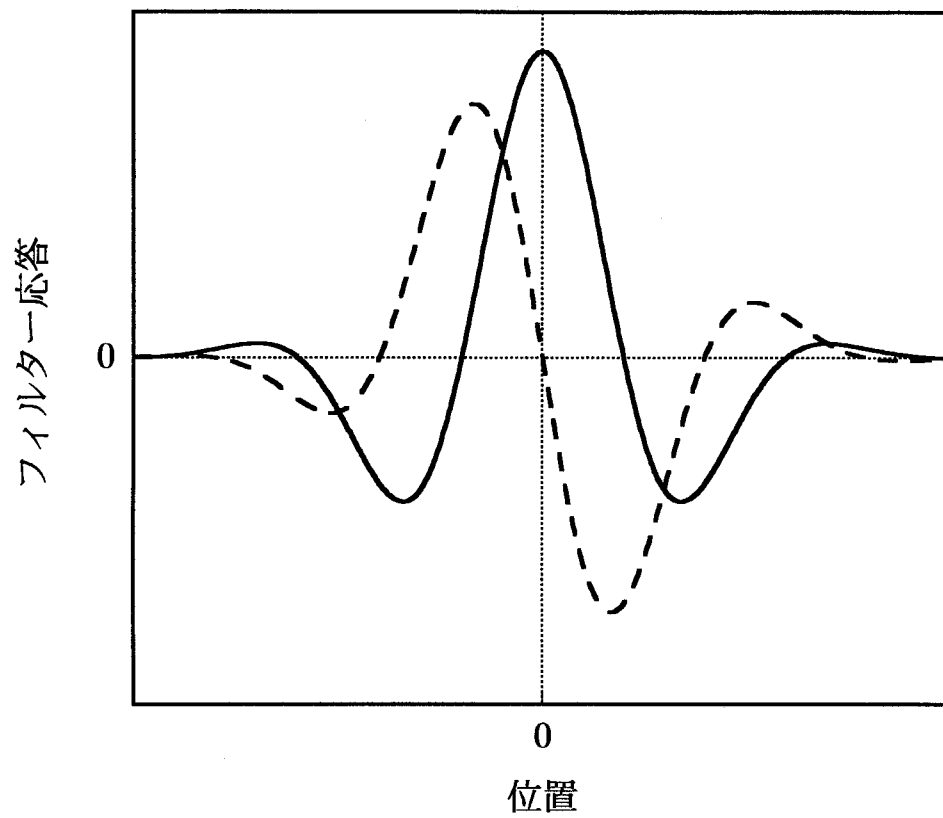


図1.8A Quadrature pairを構成するGaborフィルターの応答プロフィール
 図の横軸は位置(0は空間フィルターの中心)、縦軸はフィルター応答の大きさを示す。

Reichardt型検出器で各位置の光検出を行う部分(個眼に相当する)が、明暗コントラストを検出する空間周波数フィルター(SF)に置き換えられている。1次運動検出器のモデルとしてはこの他に、Watson & Ahumada (1985)のスカラー運動センサー、Adelson & Bergen (1985)の運動エネルギーモデルなどが提案されているが、細部は別として、その基本構造は精緻化Reichardt型検出器と同様のものである。

1次運動検出器に関するこれらのモデルに共通する重要な特徴は、空間フィルターの構造をそれまでの実験的研究によって明らかにされていたヒトの視覚系の明暗コントラスト検出器の特性と結びつけ、これによって(van Santen & Sperlingが取り上げたような) aliasingの問題が解消されることを示しただけでなく、局所的な運動情報に限って言えば、図1.7の基本図式のように空間フィルターの位置が離れていなくても、その検出が可能であることを理論的に解明したことである。1次運動検出器に関する研究では、空間フィルターがGabor関数(詳細は1.4.1を参照)であり、かつ2つのフィルターの位相が90degずれている(quadrature pairとなっている)場合にaliasingが完全に消失することが明らかにされた。aliasingが消失するということは逆に、空間構造を持つフィルターを導入すれば、理論的には(微少なフィルターを考えれば)無限大の精度で空間サンプリングが可能であり、空間フィルターの広がり(制約内で「同じ位置」)に与えられる刺激の輝度の時空間変動から運動情報が検出可能であることを意味している。図1.8Aはquadrature pairを構成する2つのGaborフィルターの応答プロフィールを示したものであるが、形状は異なるものの2つのフィルターはほぼ同じ位置に存在している。このように、1次運動検出器は、空間フィルターの広がりという限られた範囲内で局所的な運動情報を検出するものであると言える。

前項で述べたように、ヒトの視覚系はその初期段階で視野内の各位置における光強度の絶対値ではなく、微小領域内の光強度の差、即ち明暗コントラストを検出している(図1.5)。また、明暗コントラスト情報は様々な空間スケールで、即ち空間周波数選択的な機構によって抽出されることも明らかにされていた[図1.6、その他Wilson (1991)の解説などを参照]。従って、1次運動検出器のモデルは、ヒトの明暗知覚特性とも整合するモデルとして広く受け入れられた。

1. 2. 1. 2 1次運動検出器と運動知覚現象

上述の1次運動検出器のモデルは、次のようなヒトの運動知覚の特徴を説明することが出来る。まず、正弦波格子パターンを2フレーム仮現運動事態で提示しフレーム間で位相を変化させると、位相差が180deg未満では移動方向への運動が知覚されるが、180degよりも大きくなると逆方向への運動が知覚される(例えば本論文第3章参照)。この刺激の持つ時空間周波数次元でのエネルギーは、位相差180deg未満では移動方向の成分が逆方向よりも強く、180degより大きい場合には移動方向の成分の方が弱くなる。従って、1次運動検出器のモデルによる予測は実際の知覚に一致する。

同じく2フレーム仮現運動事態で、位相差別に正弦波パターンの輝度コントラストを変化させて運動方向の弁別が可能な閾コントラストを測定すると、位相差90degと270degで閾値が最小となる(Nakayama & Silverman, 1985)。1次運動検出器のモデルでは、このようなパターンに対する出力は、各フレームの刺激の輝度コントラストと位相差のsin値の積で表現される[例えばAdelson & Bergen (1985)]。従って、一定の出力を得るために必要な輝度コントラストは、sin値の絶対値が最大となる位相差90degと270degで最小となり、実験事実と一致する。

矩形波の格子パターンから基本周波数を除いたパターンを作り、仮現運動事態で基本周波数の1/4周期だけ移動させると、移動方向とは逆の運動が知覚される(Adelson, 1982)。矩形波は基本周波数とその奇数高調波からなっており、各成分の振幅は周波数に反比例する。基本周波数を除いたパターンのうち、最大振幅を持つものは第3高調波成分であるが、基本周波数の1/4周期の移動は、第3高調波成分では3/4周期の移動に相当する。このようなパターンでは最大振幅を持つ成分が最も有効であると考えれば、上述の正弦波格子パターンの場合と同様の説明が可能である。

2フレーム仮現運動事態でランダムドットパターンをわずかに移動させ、同時に輝度コントラストを反転させると、移動方向とは逆の、逆転運動(reversed phi)が知覚される(Anstis & Rogers, 1975)。正弦波パターンでは位相差 ϕ の移動とこれに同期したコントラスト反転は、位相差のみが $(\phi+180)$ deg変化する、即ち逆方向に $(180-\phi)$ deg移動することに等しい。従って、 ϕ が180degより小さい場合逆方向の運動が知覚される。ランダムドットは広い周波数帯域に成分を持つが、移動距離が小さければその2倍以上の周期を持つ周波数成分は多くなり、これらに対しては運動方向の逆転が起こる。2フレーム

刺激は高時間周波数成分を多く含むこと、及び1次運動検出過程は低空間周波数・高時間周波数領域ほど感度が高いと考えられること(Kelly, 1979)から、低周波領域での逆転が知覚に大きく影響することは十分考えられる。以上のように、1次運動検出器のモデルによって、一見多様な運動知覚の諸現象を同一の枠組みで説明できることが明らかになった。

1. 2. 1. 3 ドリフトバランス刺激と2次運動検出器

1次運動検出器は、刺激の局所的領域における輝度の時空間変動に基づいて運動情報を抽出するものであるが、この1次運動検出器が応答しないと考えられる明暗刺激に対しても運動知覚が生じる場合がある。その1つはChubb & Sperling(1988)がドリフトバランスと呼んだ刺激で、そこに含まれる全ての時空間周波数領域で特定方向の運動成分(エネルギー)の期待値が逆方向の成分と等しくなるものである。Chubb & Sperling(1988)は、ドリフトバランス刺激の例として次のようなものを挙げている。

背景輝度よりも明るいまたは暗い四角形をフレーム毎にその幅だけ移動させると移動方向への運動が知覚されるが(これはドリフトバランス刺激ではない)、フレーム切り替えと同時に四角形の明るさを反転させても移動方向への運動が知覚される。明るさがランダム(明または暗)に変化する四角形の列(各四角形は接している)を用意し、その輝度を特定方向にドリフトする正弦波関数で変調すると、正弦波関数の移動方向への運動が知覚される。また、四角形の輝度を端から順に1つずつ反転させていくと、輝度反転方向への運動知覚が生じる。これらは、コントラスト変調(反転)の運動と呼ばれている。

明るさがランダムな四角形の列で各四角形をフリッカーさせ(明るさを明・暗に切り替え)、さらにフリッカーの時間周波数または振幅(明るさの最大値・最小値)をドリフトする正弦波関数で変調すると、正弦波関数の移動方向への運動が知覚される。これらは時間次元でのコントラスト変調運動にあたる。

Chubb & Sperling(1988)が挙げているこれらの例以外にも、サイズや形態の異なるドットで構成されるバンドを交互に並べたテクスチャ縞パターンを作り、バンド内のパターンを別のものに入れ替えると同時にバンドの境界を移動させたときに生じるテクスチャ運動も、ドリフトバランス刺激による運動である。また、ランダムドットス

テレオグラムで両眼視差による縞パターンを作り、視差を保ったままパターンを入れ替えると同時に縞の位置を移動させるとステレオ運動が生じるが、これも各パターンを単眼で見る限りドリフトバランス刺激となっている。

以上のコントラスト変調(反転)の運動、テクスチャ運動、ステレオ運動を生起させる刺激は、輝度そのものの時空間変動やそれと等価な周波数次元での表現において特定方向の運動成分・エネルギーを持っておらず、1次運動検出器の応答は0となる。このような刺激に対しても運動の知覚が成立することは、コントラスト変調・テクスチャ・両眼視差などの、輝度よりも高次の刺激属性から運動情報を抽出する過程が存在することを示している。輝度が刺激パターンの各点の1次統計量であるのに対し、高次の刺激属性は2点によって定義される2次統計量であることから、これらの運動は2次運動検出器(second-order motion detector)によって検出されと考えられている。

Chubb & Sperling (1988)は、2次運動の検出は、画像情報に対して非線形変換を行った後に1次運動と同様の処理をする機構によって行われるとして、図1.9に示すモデルを提案した。このモデルによれば、入力画像は空間・時間フィルターを通過した後に全波整流(full-wave rectifier)され、運動検出過程へと送られる。整流過程によってコントラスト変調パターンの検出が可能であり、空間フィルターによってテクスチャの分離が、時間フィルターによってフリッカー領域の分離が可能となっている。

Chubb & Sperling(1988)に見られる全波整流の考え方は、比較的単純な前処理を仮定するだけで2次運動に応答する運動検出器が構成出来ることを明らかにしており、1次運動検出器の自然な拡張となっている。ただし、このモデルではステレオ運動や3次以上の統計量で定義されるテクスチャ運動(Julesz, Gilbert & Victor, 1978; Victor & Conte, 1990)、あるいは基本周波数を除いた刺激でも特定の条件下では移動方向への運動が知覚される(Georgeson & Shackleton, 1989; Georgeson & Harris, 1990)と言った現象は説明されない。また、2次運動と1次運動では運動エネルギーの計算に続く検出過程が異なっており、前者にはより高次の過程が関与するとの主張もある(Nishida & Sato, 1995)。

1. 2. 2 大きく離れた刺激要素間の運動検出：特徴対応型運動検出器

1次運動検出器の空間フィルターは比較的小さく、quadrature pairとなっている、即ち空間的に重畳していることから、検出器のカバーする領域は空間的に限定されている。

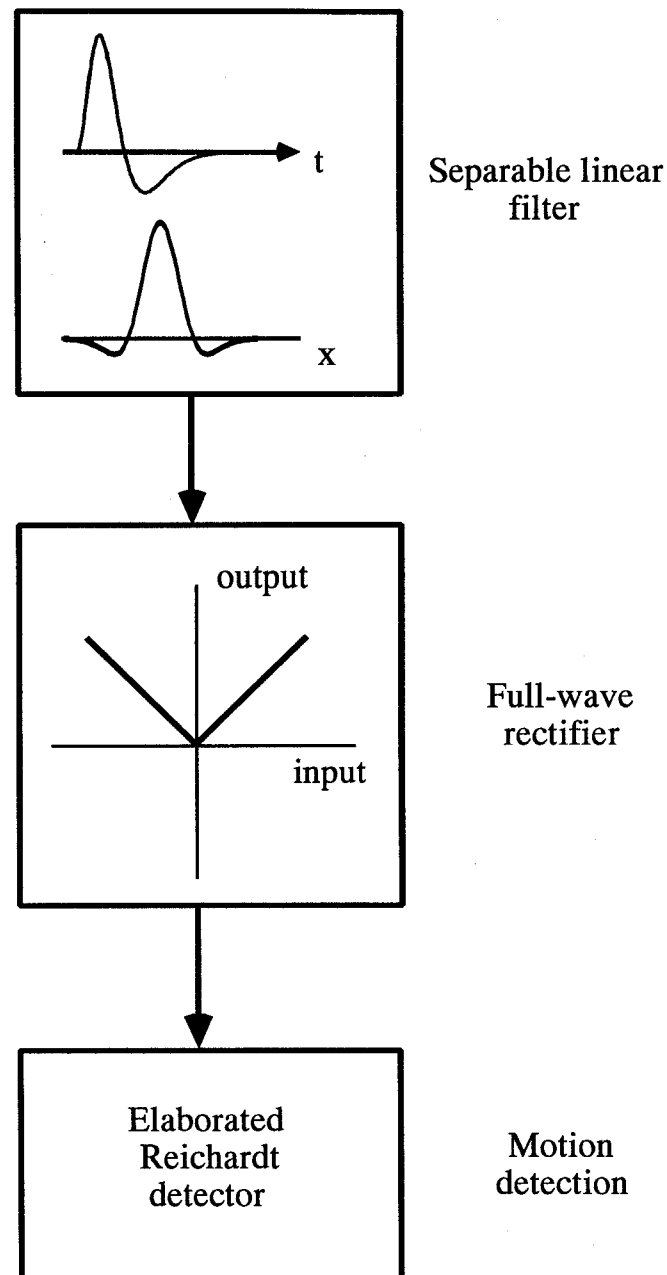


図1.9 全波整流型2次運動検出器 (Chubb & Sperling, 1988)

全波整流型2次運動検出器のモデルでは、入力画像はまず特定の周波数のみを通過させる帯域時空間フィルタ(Separable linear filter)を通過する。次にフィルタ応答が全波整流され(Full-wave rectifier)、運動検出過程(Motion detection)へと送られる。運動検出過程では精緻化Reichardt型運動検出器と同様の過程により、運動の検出が行われる。

1次運動検出器は輝度の時空間変動から運動情報を抽出する。また、全波整流型2次運動検出器においても整流される信号は輝度情報である。従って、これまでに述べてきた運動検出器は、局所的な領域の運動を刺激の輝度情報に基づいて検出するものである。一方、これらの検出器が応答するとは考えにくい、大きく離れた刺激間や、背景と輝度差がまったく、あるいはほとんどない刺激間にも運動知覚が生じる場合が多く存在する。これらいわゆる「古典的仮現運動」には特徴対応型運動検出器が関与すると考えられている。

古典的仮現運動に関する心理学的研究の歴史は古く、Exner [1888; Kolars (1972), Sekuler & Blake (1994)の解説を参照]、Wertheimer(1912)、Korte (1915)による先駆的研究がNeuhaus (1930)、Wallach (1935, 1996)らに受け継がれ、さらにKolars(1972)による包括的実験研究、Ullmann (1979)のminimal mapping theoryをはじめとする計算論的研究など膨大な知見が蓄積されている。古典的仮現運動は、Braddick (1974)によるランダムドットキネマトグラム(RDK; random dot kinematogram)に比べ、非常に大きな距離(他の条件が最適な場合数10degreesにわたって)でも生じることから、一時はロングレンジ運動と呼ばれていた(Braddick, 1980)。しかし、その後RDKでも方向弁別が可能な最大移動距離は刺激の空間周波数成分とともに変化し、低空間周波数刺激ではBraddickが当初主張した視角で0.25degreesよりもはるかに大きくなることが明らかになった(Chang & Julesz, 1983, 1985; Nakayama & Silverman, 1984)。このような事実から、RDKと古典的仮現運動を媒介する過程を、運動を検出する空間的境界によって分類するのは不適切であると考えられるようになり、ショートレンジ・ロングレンジという分類は1次運動・2次運動という2分法にとって変わられた(Cavanagh & Mather, 1989)。しかし、Chubb & Sperling (1988)型の全波整流モデルの境界が明らかになるにつれ(1.2.1.3)、1次運動・2次運動という2分法もまた全ての運動視現象を説明する枠組みとしては不十分であることが認識されるようになった。現在では、古典的仮現運動は何らかの属性によって定義される刺激の特徴間の対応をとる特徴対応型運動検出器によって検出され则认为られている(Cavanagh, 1992; Smith, 1993; Sperling & Lu, 1994)。

*2フレームのランダムドットパターンで、各パターンの中央の領域を同一のドットパターンを空間的にずらしたものとし、周囲の領域は互いに相関のないドットパターンとして交互に提示すると、直ちに中央の領域が背景から鮮やかに浮き上がり、往復運動して見える現象。1次運動検出器によって媒介される現象と考えられている。

Cavanagh, Arguin & von Grunau (1989)は直径1.5degreesの2つの円形パターンを異なる位置に交互に提示し(提示時間250msec、時間周波数2Hz)、パターン間に運動が知覚される最大距離を測定した。各パターンは、輝度、色彩、テクスチャ、運動、または視差によってそれぞれ独立に定義されており、パターン間の距離を減少させて運動がはじめて知覚される距離が求められた。その結果、各パターンがどの刺激属性で定義されている場合にも、距離が4degreesから2degrees程度以下になるとパターン間に明瞭な運動が知覚されることが明らかになった。また、それぞれのパターンが同一の属性(例えば色彩)で定義されている場合と、異なる属性で定義されている場合(例えば色彩と視差)では後者の場合に最大距離がやや小さくなるが、その差は最大でも20%程度であった。2つのパターンがともにテクスチャで定義されている場合には、全波整流型の2次運動検出器による検出が可能であろう。また、色彩で定義されている場合でもパターンと背景間の完全な等輝度性を保つことは一般に困難で、残存する(residual)輝度コントラストから1次運動検出器によって運動情報が抽出される可能性も否定できない。しかし、2つのパターンが異なる属性で定義されており、特にそのうちの1つが視差で定義されている場合に生じる運動は、1次運動検出器や全波整流型2次運動検出器によって検出される可能性はほとんどないと言える。従って、Cavanagh *et al.* (1989)の結果は、輝度、色彩、テクスチャ、運動、視差など、どんな属性であれパターンを背景から分離しうる手がかりが与えられ、かつパターンの時空間関係が適切であれば、その間に知覚的運動を生じさせる過程が存在することを示すものである。

Cavanagh *et al.* (1989)による図1.10は、このような特徴対応型運動検出器を図式的に示したもので、同心円型受容野で示された複数の下位過程によって、様々な属性(特徴)によって定義される個々のパターンが背景から分離される。2つのパターンのそれぞれについて各下位過程のうちの少なくとも1つが応答し、パターンの時空間関係が特徴対応型運動検出器の特性(Δx 、 Δt)と一致した場合に運動が検出される。図1.10で下位過程の「受容野」が大きく離れた位置に描かれているように、このモデルは1次・2次運動検出器が局所的な運動情報を検出するのに対し、特徴対応型運動検出器は空間的に分離した複数の刺激要素を対象として、広い(時)空間範囲での運動検出が可能であることを主張している。また、1次・2次運動検出器が基本的には輝度情報のみに基づいて応答するのに対し、特徴対応型運動検出器は様々な刺激属性に応答可能な、より柔軟

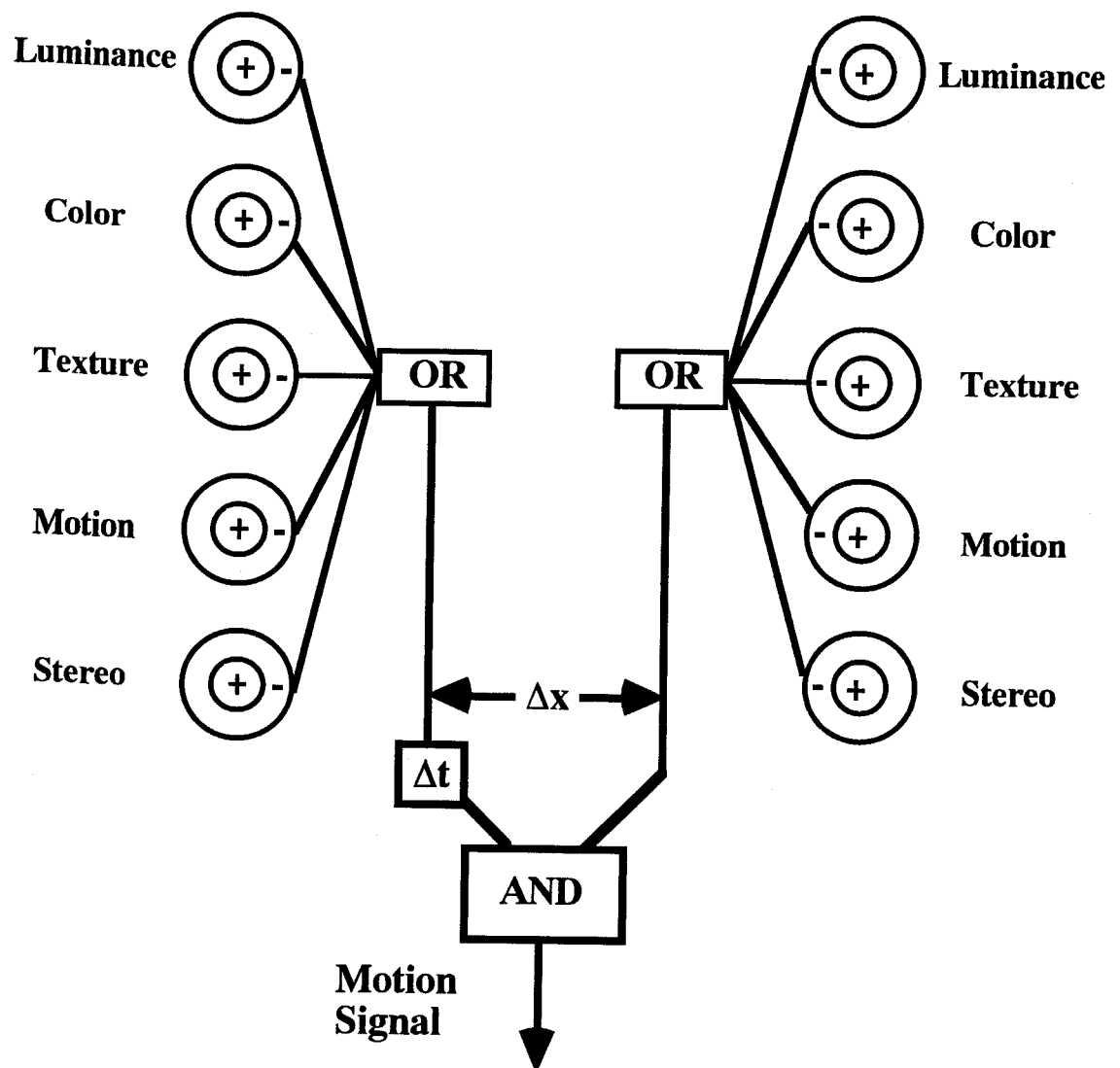


図1.10 特徴対応型運動検出器のモデル (Cavanagh *et al.*, 1989)

まず、個々の刺激パターンは、輝度(Luminance)、色彩(Color)、テクスチャ(Texture)、局所的運動(Motion)、視差(Stereo)などの違いを検出する下位過程によって背景から分離される。これら下位過程の出力はORゲートを介して特徴対応型運動検出器への入力となる。下位過程の出力の時空間関係が検出器の特性(Δx 、 Δt)と一致した場合に検出器が応答し、運動が検出される。下位の検出過程の「受容野」が空間的に大きく離れていることに注意。

な機能を持っていることを主張している。しかし、特徴対応型運動検出器の柔軟性を強調するが故に、モデルの各過程は定性的にしか記述されておらず、その細部に関する実験的検証が困難となっている。

1. 3 1次・2次運動検出器の相互作用

1. 3. 1 Plaid運動

1次・2次運動検出器に関しては、様々な刺激に対する応答が定量的に記述可能であるために、運動検出に続く情報処理の第2段階である、検出器間の相互作用についても解析が進みつつある。

方位の異なる2つの1次元格子パターンを空間的に重ねて提示し、それぞれをその方位と直交方向に移動させると、ある条件では単一の2次元格子パターンの運動(plaid運動)が知覚される。Adelson & Movshon (1982)は要素パターンの方位と速度を操作してplaid運動の知覚的方向を調べ、図1.11に示すような結果を報告している。まず、単独の1次元格子パターンでは、いわゆる「窓枠問題」のために刺激の移動方向に関わらずその方位と直交する方向の運動のみが知覚される(図1.11a)。次に、互いに直交する2つの格子パターンを右上と右下方向にそれぞれ等速で移動させると、水平右方向へのplaid運動が知覚される(図1.11b)。さらに、右下でやや異なる方向に異なる速さで移動する格子パターンに対しては右上方向のplaid運動が知覚される(図1.11c)。2つのplaid運動の結果を比較すると、知覚される運動方向は要素パターンの方位に直交する速度ベクトル和の方向ではなく、各ベクトルにその先端で直交する直線の交点方向と一致することがわかる。各ベクトルに直交する直線は、当該方向への知覚的運動を生じさせる1次元格子パターンの物理的速度を規定する制約条件を表しており、plaid運動の知覚的方向は2つの要素パターンに対する制約条件を同時に満たす唯一の解と一致している。このことから、plaid運動はIOC(intersection of constraints)の原理に従うとされた。Adelson & Movshon (1982)はさらに、要素パターン間の速さ、運動方向、空間周波数の違いが大きくなるとplaid運動は知覚されにくくなり、各パターンがそれぞれの方向に独立に運動して見える運動透明視(transparent motion)が優勢になることを見出している。

Plaid運動の方向が要素パターンの運動方向とは異なるということは、要素パターン

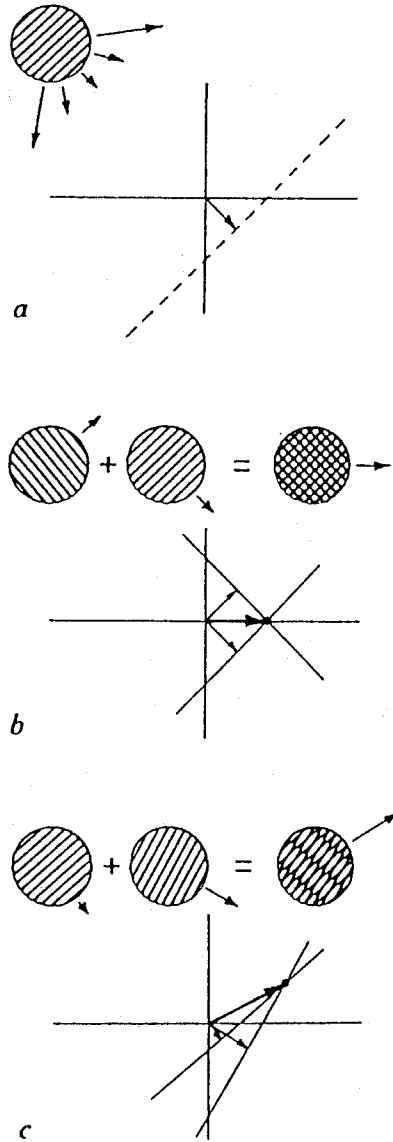


図1.11 Plaid刺激の知覚的運動方向 (Adelson & Movshon, 1982)

単一の1次元格子パターンをある方向に移動させると、物理的な移動方向に関わらず、パターンの方位に直行する方向の運動のみが知覚される(a)。互いに直交する2つのパターンを重ねて提示し右上と右下方向に等速で移動させると、水平右方向へのplaid運動が知覚される(b)。右下でやや異なる方向に異なる速さで移動する格子パターンに対しては右上方向のplaid運動が知覚される(c)。Plaid運動の知覚的方向は、各格子パターンの速度のベクトル和ではなくIOC方向(本文参照)となる。

の運動を検出する1次運動検出器の出力がその後の過程で統合され、2次元パターン全体の運動方向が決定されることを意味している。Wilson, Ferrera & Yo (1992)はplaid運動の知覚に関する組織的な心理学的研究を行い、運動検出に続く加算的過程、及び競合的フィードバック過程によって運動情報の統合が行われているとするモデルを構築した。彼らはまず、各要素パターンが単独で提示された場合の知覚的運動方向が、plaidの運動方向の両側に位置する場合をtype1(図1.11b)、片側に位置する場合をtype2(図1.11c)の刺激として分類し、各刺激に対する知覚特性を比較した。その結果、中心視でのtype2の知覚的運動方向は、IOCから5degrees程度要素パターンの方向にずれるが、type1ではそのようなずれは見られない(Ferrera & Wilson, 1990)、周辺視ではtype2の運動方向はIOCから最大で40degrees程度ずれる(Yo & Wilson, 1992)、中心視で短時間提示(60msec)の場合、type2はベクトル和方向に運動して見える、など2つの刺激に対する知覚特性が異なることを見出した。

Type1とtype2に対するこのような知覚特性を説明するモデルとして、Wilson *et al.* (1992)は図1.12にその概要を示したモデルを提案している。このモデルは1次運動と2次運動を検出する2つの下位系を含んでおり、1次運動検出系ではまず第1次視覚野(V1野)レベルに想定される運動方向選択的な要素ユニット[細胞; 図1.12(a)左の経路最下部の横長の受容野]の応答からReichardt型運動検出器によって運動情報が抽出され(Motion Energyで示される段階)、コントラストゲインコントロールが行われた後(A/B)、その出力がMT野(Middle temporal野、あるいはV5野)レベルに想定される統合過程(Summation, Competitive Feedback)に送られる。2次運動検出系では、運動方向選択的なユニットに対して全波整流(右の経路の'R²')と2次的な低空間周波数フィルタリング(横長の受容野)が行われ、その後1次運動検出系と同様の運動情報の抽出とコントラストゲインコントロールを経て、その出力が統合過程に送られる。全波整流と低空間周波数フィルタリングは第2次視覚野(V2野)レベルで行われると想定されており、これによりその後の運動検出器は、plaid刺激に固有のテクスチャ境界の運動(非フーリエ成分による運動で、要素パターンの交点の運動方向に対応する)に応答することになる。

統合過程では、図1.13に示すようにまず2つの運動検出系からの入力がかosine関数で重みづけられて加算され(図1.13中央の円内)、パターンユニット(図の上部、矢印付きの円)に送られる。各運動検出系は最適方位が15degreesステップで変化する24個の要素ユ

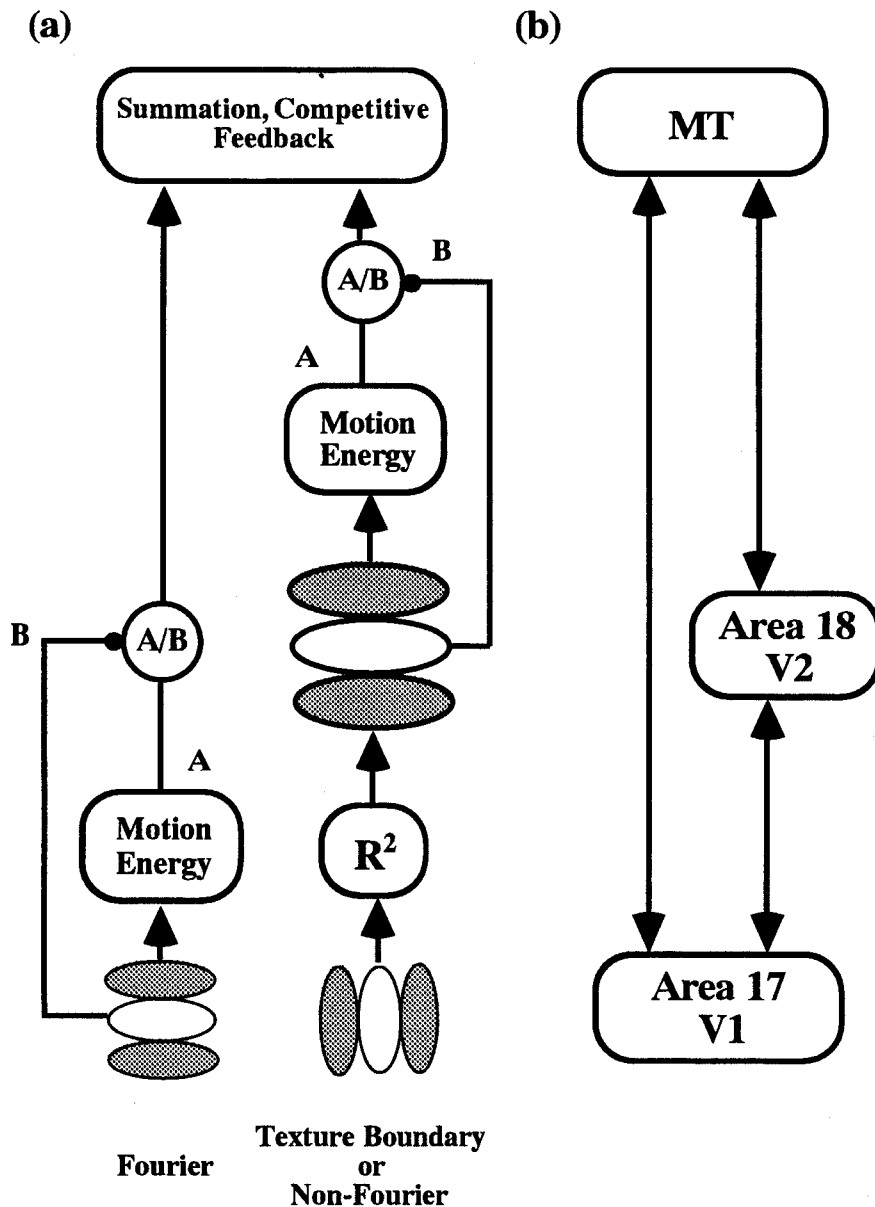


図1.12 Wilson *et al.*(1992)の1次・2次運動検出器の統合過程のモデル

(a) 1次運動検出系(Fourier)では、まず刺激パターンが空間フィルタリングされ運動エネルギー(Motion Energy)が抽出される。その後コントラストゲインコントロール(A/B)が行われ、統合過程(Summation, Competitive Feedback)への入力となる。2次運動検出系(Texture Boundary or Non-Fourier)では、運動エネルギーの抽出に先立ち、全波整流過程(R²)による刺激パターンのテクスチャ等の検出と2次的な低周波空間フィルタリングが行われる。(b) 1次的な空間フィルタリングはV1野レベルで、全波整流と2次的なフィルタリングはV2野レベルで行われる。1次・2次運動検出系の出力の統合はMT野で行われる。

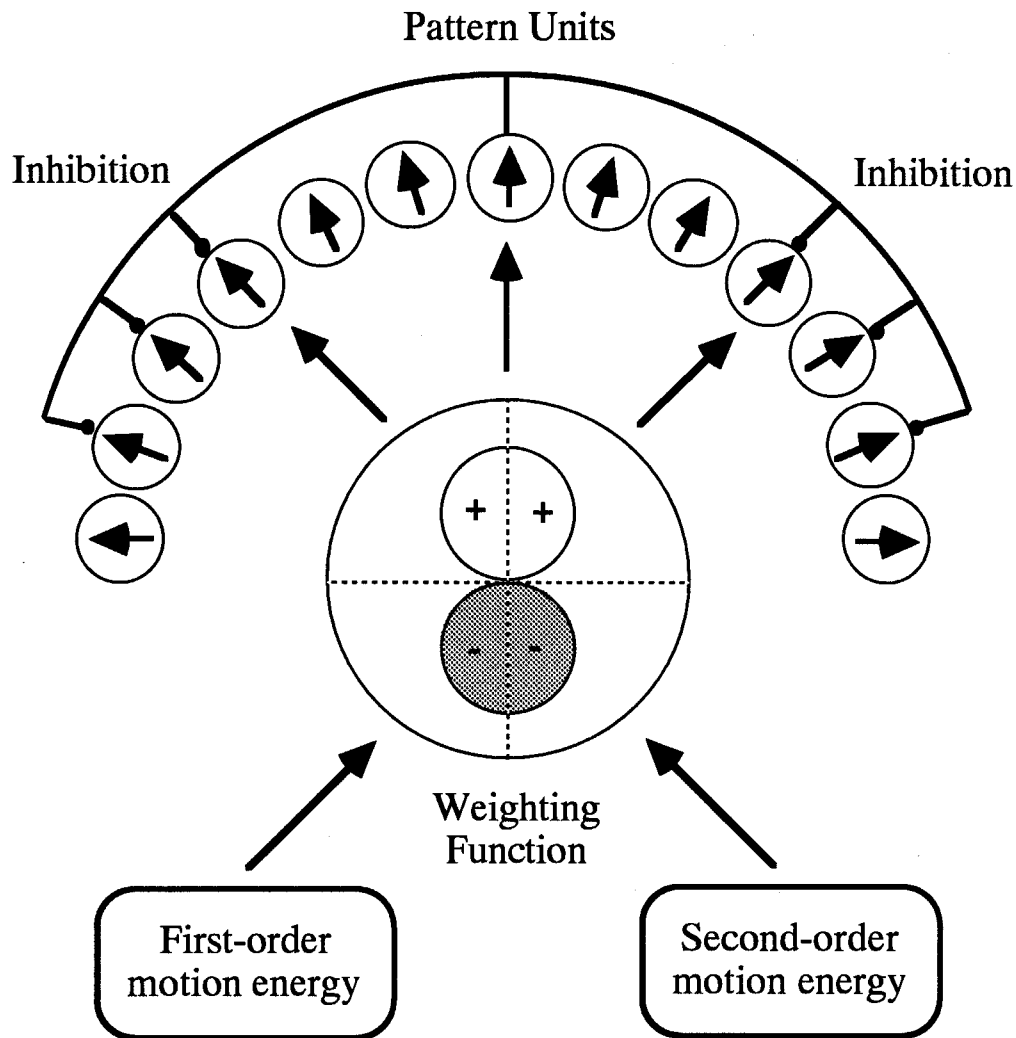


図1.13 1次・2次運動情報の統合過程のモデル (Wilson *et al.*, 1992)

1次・2次運動情報の統合過程では、まず2つの運動検出系からの入力があるcosine関数で重みづけられて加算され(中央の円内)、パターンユニット(矢印付きの円)に送られる。各運動検出系は最適方位が15degreesステップで変化する24個の要素ユニットを含んでおり、同数のパターンユニット(ここでは13個のみを表示)の各々は最適方位が一致する要素ユニットから最大の入力を受け、最適方位のずれが大きくなるに従い、より弱い入力を受ける。また、最適方位が90degrees以上ずれた要素ユニットからは抑制入力を受ける。次に、パターンユニット間に競合的抑制過程が作用する。あるパターンユニットは最適方位に近い他のユニットには相互作用を及ぼさないが、最適方位が異なるいくつかのユニットには強い抑制効果を及ぼし、その応答を減少させる(パターンユニットを結ぶ曲線)。最終的には1つのパターンユニットの応答が最大となり、plaid運動の知覚的方向が決定される。

ニットを含んでおり、同数のパターンユニット(図では13個のみを表示)の各々は最適方位が一致する要素ユニットから最大の入力を受け、最適方位のずれが大きくなるに従い、より弱い入力を受ける。また、最適方位が90degrees以上ずれた要素ユニットからは抑制入力を受ける。このような加算過程により、パターンユニット群はある応答プロフィールを持つことになるが、これに続いてパターンユニット間に競合的抑制過程が作用する。あるパターンユニットは最適方位に近い他のユニットには相互作用を及ぼさないが、最適方位が異なるいくつかのユニットには強い抑制効果を及ぼし、その応答を減少させる(パターンユニットを結ぶ曲線)。その結果、最終的には1つのパターンユニットの応答が最大となり、plaid運動の知覚的方向が決定される。

図1.14はこのモデルによるシミュレーションの結果の一部を示したものであるが、中心視のtype1の刺激に対する1次運動検出系の要素ユニットの応答プロフィール[図1.14(a)左パネルの実線で囲まれた灰色の領域]は、要素パターン($\pm 45\text{degrees}$)の方向にピークを持ち、IOC方向(上)に対して対称に広がっている。また、2次運動検出系の要素ユニットの応答プロフィール(実線で囲まれた白色の領域)はIOC方向にピークを示している。加算・競合過程を経たパターンユニットの応答プロフィール[図1.14(a)右パネルの実線で囲まれた灰色の領域]もIOC方向にピークを示しており、モデルの予測は知覚的運動方向と一致している。これに対し、図1.14(b)に示すtype2の刺激に対する応答プロフィールでは、1次運動検出系の要素ユニットは要素パターンの方向に、2次運動検出系の要素ユニットはIOC軸を中心として逆方向にピークを示し、パターンユニットのピーク応答はIOC方向から1次運動検出系のピーク方向(要素パターンの方向)にずれている。周辺視でのtype2の刺激に対する応答プロフィール[図1.14(c)]では、2次運動検出系の要素ユニットの応答が小さくなり^{*}、パターンユニットのピーク応答のずれは中心視に比べさらに大きくなっている。これらtype2の刺激に対するモデルの予測もまた実験事実と一致している。さらに、2次運動検出系では1次運動検出系よりも多くの処理が行われる(全波整流と低空間周波数フィルタリング)ために統合過程への入力が時間的に遅れ、刺激提示時間が短い場合には競合的過程の出力が1次運動検出系の応答のみによって決定されると仮定すると、type2の刺激に対する提示時間の効果も説明可能である。図

^{*}周辺視で2次運動検出系の応答が小さくなることは、テクスチャ境界に対する感度が低下することによると考えられるが、Wilson *et al.* (1992)ではその根拠が明確には述べられていない。

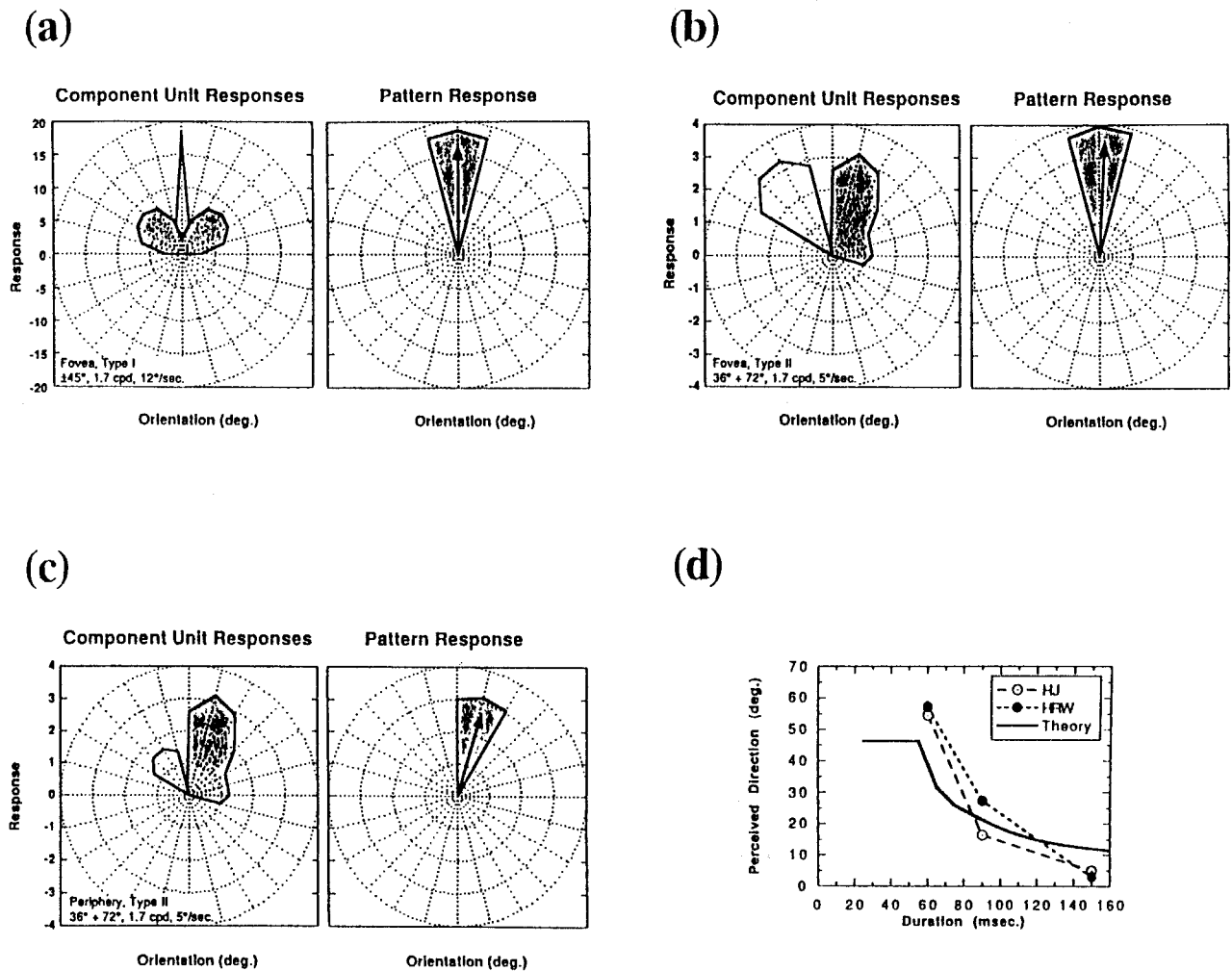


図1.14 Wilson *et al.* (1992)のモデルによる予測結果

パネル(a):中心視のtype1の刺激に対する1次運動検出系の要素ユニットの応答プロフィール(左パネル実線で囲まれた灰色の領域)は、要素パターン(± 45 degrees)の方向にピークを持ち、IOC方向(上)に対して対称に広がっている。2次運動検出系の要素ユニットの応答プロフィール(実線で囲まれた白色の領域)はIOC方向にピークを示している。加算・競合過程を経たパターンユニットの応答プロフィール(右パネル実線で囲まれた灰色の領域)もIOC方向にピークを示している。パネル(b):中心視のtype2の刺激に対しては、1次運動検出系の要素ユニットは要素パターンの方向に、2次運動検出系の要素ユニットはIOC軸を中心として逆方向にピークを示し、パターンユニットのピーク応答はIOC方向から要素パターンの方向にずれている。パネル(c):周辺視でのtype2の刺激に対しては、2次運動検出系の要素ユニットの応答が小さくなり、パターンユニットのピーク応答のずれは中心視に比べ大きくなっている。パネル(d):中心視のtype2の刺激に対する提示時間の効果。2次運動検出系から統合過程への入力1次運動検出系よりも時間的に遅れ、刺激提示時間が短い場合には競合過程の出力が1次運動検出系の応答のみによって決定されると仮定した場合、モデルの予測(実線)は、提示時間が長くなるにつれて知覚的運動方向がベクトル和方向(55degrees)からIOC方向(0degree)へと変化するという実験結果(破線で結ばれた丸印)と定性的に一致する。

1.14 (d)は実験データ(破線で結ばれた丸印)とモデルの予測(実線)を示したものであるが、提示時間が長くなるにつれて、知覚的運動方向がベクトル和方向(この条件では55degrees)からIOC方向(0degree)へと変化するという結果が予測されている。

Wilson *et al.* (1992)はこの他にも、type1の刺激がtype2よりもマスク刺激としてより大きな効果を持つ(Ferrera & Wilson, 1987)、type2の刺激に対する方向弁別閾はtype1よりも大きいといった現象も、このモデルの枠組みで予測可能であることを示している。また、運動検出系が複数の空間周波数選択的な下位系から構成され、選択性の異なる系はそれぞれ別の統合過程に入力されると考えれば、空間周波数の大きく異なる要素パターンに対しては運動透明視が生じることも説明可能であるとしている。

図1.13のモデルでは加算過程と競合的相互作用が各パターンユニットの最適方位から ± 180 degreesの範囲で機能すると仮定されているが、Wilson & Kim (1994)はこれを ± 120 degreesとすることで、運動透明視に対する要素パターンの方位、相対コントラスト、交点の輝度の効果などの説明を試みている。Wilson *et al.* (1992)、Wilson & Kim (1994)のモデルは、その対象が空間的に同一の位置、あるいは近傍に生じる運動情報に限定されているが、低次運動検出器とそれに続く統合過程を定量的に定式化したもので、運動視機構の全体像を解明しようとする試みとして高く評価できる。

1. 3. 2 確率的RDKにおける時空間加算と協調作用

Braddick (1974)によって用いられたオリジナルのRDKは、特定領域のドットをある方向にずらすものであった。このため、刺激を2フレーム事態で反復提示したり、逐次ずらした複数のパターンを多フレーム事態で提示すると、特定のドットの動きを追視することによって当該領域の運動方向を推測することが可能である。これに対し、フレームの切り替え毎に特定方向に移動するドットをランダムに決定すれば、個々のドットの運動からパターン全体の運動方向を推測することは不可能となる。このような刺激は確率的ランダムドットキネマトグラム(SRDK; stochastic RDK)と呼ばれ、これを用いて大域的運動(global motion)の知覚における局所的情報(1次運動検出器応答)の時空間相互作用の解析が行われてきた。

Watamaniuk & Sekuler (1992)は、SRDKの提示時間(フレーム数)と面積を操作して1次元(並進)運動の方向弁別閾を測定し、局所的運動情報の時空間加算特性について検討し

た。その結果、方向弁別に必要な信号ドットの比率は刺激提示時間とともに減少し、420~460msec程度以上で一定の値に収束することが示された。また、刺激面積を増大させても方向弁別に必要な信号ドットの比率は減少し、他の刺激条件によっては少なくとも63degrees²(測定の上限)まで比率の減少が持続した。Morrone, Burr & Vaina (1995)は、直径10degreesの円形領域内に提示されるドットパターンを用いて1次元運動と2次元(拡大/縮小、回転)運動の方向弁別閾を測定し、約80degrees²の範囲で方向弁別に必要な信号ドット比率の減少を見出している。これらの結果は、1次運動検出器の出力が時間的には400msec以上、空間的には数10degrees²という広い範囲にわたって統合されることを示唆している。

ランダムドットパターンは広帯域の空間周波数スペクトルを持ち、かつ1次運動検出器は極めて低い周波領域まで運動エネルギーの計算を行っているとの主張もある(Anderson & Burr, 1987)。従って、上述の空間的加算特性は必ずしも1次運動検出器の応答の統合によるものではなく、低空間周波数に感度を持つ検出器自体の特性を反映している可能性がある。しかし、低空間周波数成分を除去したドットパターンを用いたSmith, Snowden & Milne (1994)によれば、この刺激に対する運動知覚は通常の刺激を用いた場合と同様の特性を示し、低周波除去の効果は見られなかった。この結果は、SRDKにおける空間的加算が、1次運動検出器そのものの特性ではなく、検出器の出力を統合する過程によって規定されていることを示している。Watamaniuk & Sekuler (1992)とMorrone *et al.* (1995)は、MT野、MST野(Middle superior temporal野)などの高次視覚野に存在する神経細胞が統合過程の生理学的機構ではないかとしている。

Williamsと共同研究者らは、SRDKに対する知覚特性から、運動情報間に協調的相互作用が働くことを示す知見を得ている(Williams & Sekuler, 1984; Williams, Phillips & Sekuler, 1986; Williams & Phillips, 1987)。彼らの実験では、SRDKが多フレーム事態で連続提示され、特定方向に動く信号ドットと方向がランダムなノイズドットの割合が次第に変化する*。被験者は、パターンが全体としてある方向へ動いて見えるか(全体運動)、個別ドットの局所的な動きのみが見えるか(局所運動)を判断し、見えの変化が生じたときに反応する。

*実際には、各信号ドットの運動方向は、ある範囲(例えば180degrees)に制限された一様確率分布に基づいて決定される。各ノイズドットの運動方向は、全方向(360degrees)に広がる一様分布に基づいて決定される。

Williamsらは、全体運動と局所運動の交替が生じる信号ドットの割合が、刺激系列によって大きく変化することを見出した。図1.15に示した左右それぞれ3つのパネルは、信号ドットを規定する確率分布の分散をパラメータとした結果の一例である(Williams & Phillips, 1987)。図から明らかなように、分散の大小に関わらず、見えの変化が生じる信号ドットの割合は、信号ドットの割合が増加する系列(●)に比べ、減少する系列(○)の方が低くなっている。つまり、局所運動が知覚されている状態で、これを全体運動へと変化させるには多くの信号ドットが必要であるが、逆に全体運動が知覚されている状態で、これを局所運動へと変化させるには、前者に比べ信号ドットの割合をさらに低くする必要がある。Williamsらは、このような知覚的履歴現象(hysteresis)は、2つの状態(全体運動と局所運動)間の遷移に抗する協調作用によるものであり、この協調的システムの挙動は、類似の方向選択性を持つ運動検出器間の非線形促進作用、及び方向選択性が異なる検出器間の非線形抑制作用を構成要素とする微分方程式によって記述可能であると主張している(Williams & Sekuler, 1984; Williams *et al.*, 1986; Williams & Phillips, 1987)。Williamsらの主張する促進・抑制作用は、1.3.1で述べたWilsonらのplaid運動に関するモデルを思い起こさせるが、Wilsonらのモデルでは個々のパターンユニット間の相互作用のみを仮定しており、従ってパターンユニット応答の時定数を超える時間領域では相互作用は生じない。これに対し、Williamsらはシステム全体の状態遷移を規定する、より長期にわたる過程を定式化したと言える。

1. 4 本研究の位置づけと検討課題

1. 4. 1 G a b o r 刺激による特徴対応型運動検出器の解析

古典的仮現運動に関与する特徴対応型運動検出器の研究の大きな問題点は、Cavanagh *et al.*に見られるように(図1.10で同心円として示されている)各下位過程の応答特性と、運動検出器の応答との対応が明確に規定されて来なかったということである。輝度で定義された刺激の場合に限っても、運動検出器の下位過程である明暗コントラスト検出器は、単純な光検出以上の機能を持っているが、1次・2次運動検出器に関する研究が、この明暗コントラスト検出器の時空間構造を出発点として大きく進展したのとは対照的な状況となっている。

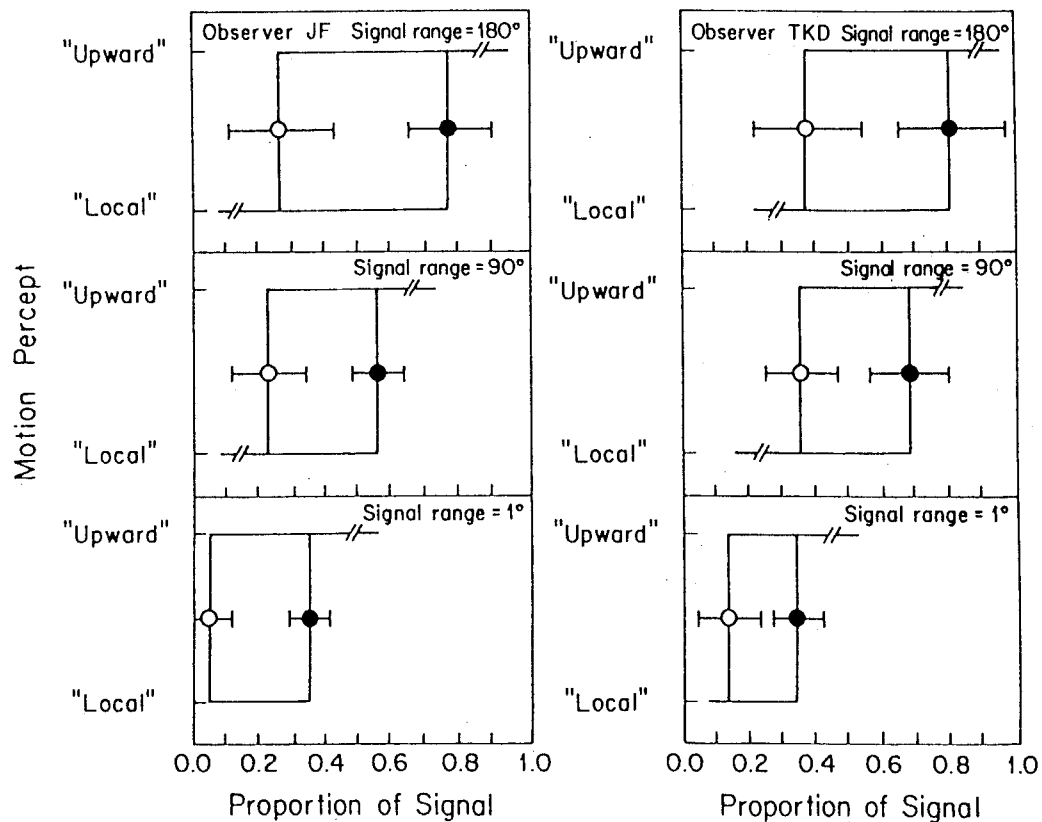


図1.15 SRDKにおける履歴現象 (Williams & Phillips, 1987)

SRDKで、全体運動(この例では"Upward")と局所的運動("Local")が交替する信号ドットの割合を示す。信号ドットを規定する確率分布の分散(Signal range)に関わらず、全体運動から局所的運動に変化する場合の信号ドットの割合(○)は、局所的運動から全体運動に変化する場合の割合(●)よりも小さくなる。

古典的仮現運動の研究では、刺激の形態・サイズなどの空間特性、提示時間・時間間隔といった時間特性と運動知覚との関係について極めて多くの実験的検討が行われてきた。しかし、そこで用いられてきた光点、線図形などの刺激は、明暗コントラスト検出器の観点から見ると決して「単純な」ものではない。図1.16は、暗黒中に提示された光点に対する明暗コントラスト検出器群の応答を図式化したものである。この場合、図1.16(a)に示すように輝度の空間プロファイルは矩形状の関数となるが、これは物理的には空間周波数の異なる複数の正弦波(もしくは余弦波)成分の合成関数である。図1.16(b)に示すように明暗コントラスト検出器はその受容野サイズに応じて各周波数成分に応答するため、結果としてこのような刺激は空間周波数(サイズ)選択性の異なるコントラスト検出器群の複雑な応答プロファイルを生み出す。空間周波数選択性の異なる明暗コントラスト検出器は、時間特性の点でも異なっており、受容野サイズの大きい(低周波に高い感度を持つ)検出器は刺激の立ち上がり・立ち下がりなどの急激な時間変化にすばやくかつ過渡的に応答し、受容野サイズの小さい(高周波に高い感度を持つ)検出器は刺激の定常的な部分にゆるやかにかつ持続的に応答する(2.2節も参照)。従って、光点の位置が時間とともに変化した場合、運動検出器は時空間特性の異なる多数の明暗コントラスト検出器からの応答を入力として受けることになる。

光点のサイズを変化させればさらに、最大応答を示す受容野サイズが異なる、複数の明暗コントラスト検出器の応答プロファイル間の関係が問題となる。また、刺激の形態を変化させれば、空間周波数だけでなく、方位選択性の異なるコントラスト検出器群が関与することになる。従って、このような刺激状況では、明暗コントラスト検出という下位過程における多様な応答と運動検出器の応答を実験的に解析することは極めて困難となる。特徴対応型運動検出器の応答に対する刺激サイズや形態の効果は、明暗コントラスト検出器の空間周波数特性や方位選択性との関係で再定式化する必要がある。また、運動検出器の応答に対する刺激提示時間・時間間隔などの効果は、明暗コントラスト検出器の時間応答特性と関係づけることによって初めて統一的理解が可能となる。本研究の第1の課題は、1次・2次運動検出器と同様、特徴対応型運動検出器についてもこのような観点からの実験的解析を進め、運動検出過程の全体像を明らかにするための手がかりを得ることである。

運動検出器の構造を明暗コントラスト検出器との関係で解析する際に有効な刺激の1

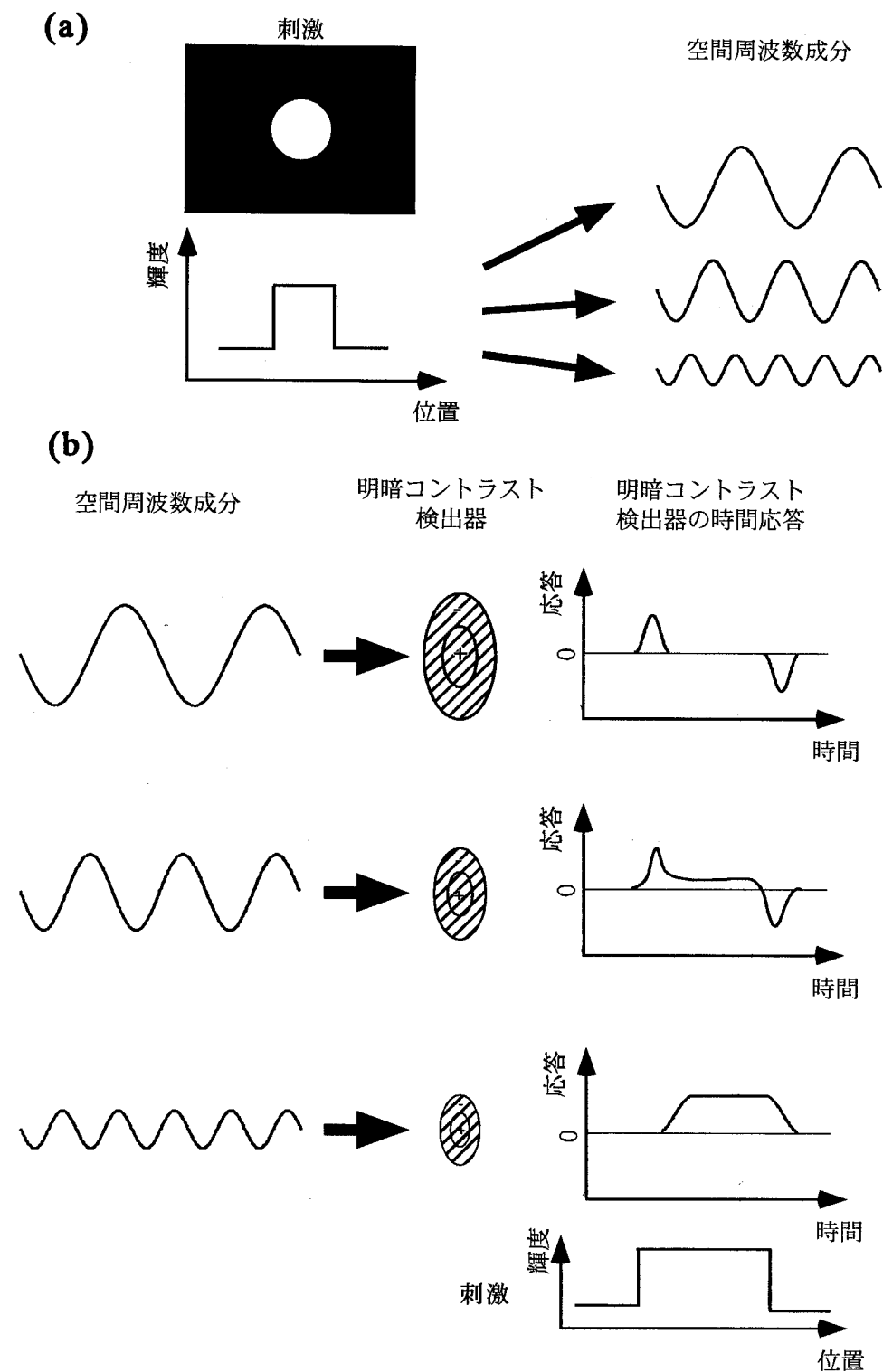


図1.16 光点刺激に対する明暗コントラスト検出器の応答

(a) 光点刺激の輝度の空間プロフィールとその空間周波数成分。

(b) 各空間周波数成分に応答する明暗コントラスト検出器(応答するものを斜線で網掛け表示)とその時間応答特性。

説明の詳細は本文参照。

つは、図1.17(a)に示すGabor刺激である。Gabor刺激は図のように正弦波(あるいは余弦波)関数をGauss関数によって変調することによって作ることができるが、その輝度の空間プロファイルは図1.5(d)と比較すれば明らかなように、明暗コントラスト検出器の受容野プロファイルと極めて類似したものとなっている。Gabor刺激の持つ空間周波数成分は範囲が限定されているために、図1.17(b)に示すように、その周波数に応じて特定の受容野サイズを持った明暗コントラスト検出器のみが応答することになる。さらに、Gabor刺激はGauss関数による変調のために空間的に局在しているが、これは明暗コントラスト検出器の受容野が一定の大きさを持っている(図1.5の神経節細胞はすべての光受容器と結合している訳ではない)ことの表現となっていると同時に、古典的仮現運動の研究で用いられてきた光点などの刺激とも共通性を持っている。以上のように、Gabor刺激は空間的局在性を持ち、かつ明暗コントラスト検出器の応答を積極的に操作できるという利点を持っており、特徴対応型運動検出器の特性を明らかにする上で極めて有力な手段を提供するものである。第2章では、このGabor刺激を用いて特徴対応型運動検出器の構造を解析する。

1. 4. 2 同化現象に見られる運動情報の相互作用の解析

plaid運動、SRDKによる運動知覚の研究では、1次・2次運動検出器の応答特性を基礎として、運動検出器間の相互作用、及び大域運動情報の生成過程に関する定式化が進められてきた。これらの研究は、同一の位置から抽出される運動情報(plaid運動)や、空間的に離れていても知覚的な領域分割が成立しない刺激内部の運動情報(SRDK)の相互作用を対象としたものである。しかし、我々の運動知覚では、空間的に離れており、かつ(または)明確な知覚的分離が可能な刺激の間でも相互作用が生じることを示す現象が知られている。このような異なる位置における運動情報間の相互作用にはplaid運動、SRDKに関するモデルをそのまま適用することはできない^{*}。この種の現象として古くから知られているものに、静止した対象(例えば月)が、その周囲に存在する運動する対象(例えば雲)と逆方向に動いて知覚される「運動の対比」が挙げられる。Loomis & Naka-yama (1973)は、固定した2つの枠内に同じ方向に異なる速さで運動するドット

^{*}Wilsonらは彼らのモデルを拡張することによって、空間的に離れたパターンユニット間の相互作用についても解析が可能であると述べているが、詳細に関する検討は行っていない。

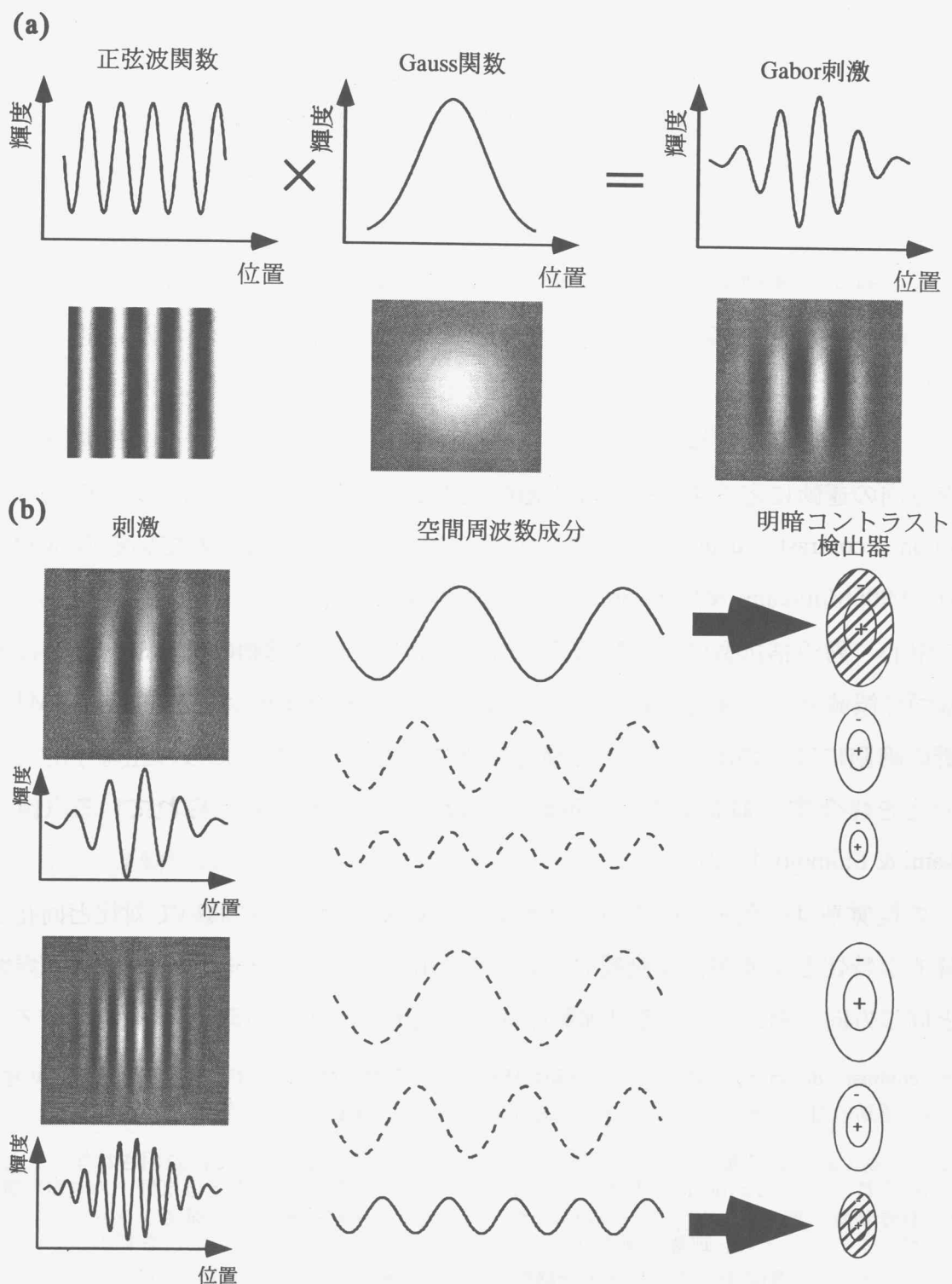


図1.17 Gabor刺激に対する明暗コントラスト検出器の応答

- (a) 正弦波関数、Gauss関数、及びGabor刺激の輝度の空間プロフィール。
 (b) 空間周波数の異なるGabor刺激に対する明暗コントラスト検出器の応答(応答するものを斜線で網掛け表示)。
 説明の詳細は本文参照。

パターン(誘導刺激)を提示し、それぞれに等速で運動するドット(テスト刺激)を1つ付加すると、速く運動する誘導刺激に囲まれたテスト刺激の方がより遅く動いているように知覚されることを見出した。縦縞正弦波格子パターンを用いたLevi & Schor (1984)では、画面中央の静止したテスト刺激が、その上下に付加されたドリフト運動をする誘導刺激とは逆方向に動いて見えることが示されている。このような運動の対比は、テスト刺激に対する運動情報が誘導刺激に対する運動情報によって抑制され、結果として誘導刺激と同方向の運動が遅く知覚されたり(Loomis & Nakayama, 1973)、逆方向の運動が生じたりする(Levi & Schor, 1984)ことを示している。

運動の対比を媒介する抑制的相互作用については、異なる位置に受容野を持ち、互いに逆方向の運動に応答する運動検出器の出力が、より高次の運動コントラスト検出器(motion contrast detector)を仮定したモデルがいくつか提案されている(Nawrot & Sekuler, 1990; Murakami & Shimojo, 1993)。この運動コントラスト検出器は、運動方向に関して中心・周辺拮抗型の受容野構造を持っており、相対運動の検出や、運動の不連続に基づく領域分離の機能を果たしているとされている(Braddick, 1993など)。MT野・MST野の細胞にはこのような受容野構造を持つものが知られており、生理学的には運動の対比を媒介する抑制的相互作用がこの段階で生じると考えられている”(例えばMurakami & Shimojo, 1993)。

ヒトの視覚系は、色彩・明るさ・大きさなどの様々な次元において対比と同化という相補的な特性を示すが、運動視においても明確な運動情報を持たない刺激が周囲の刺激と同じ方向に動いて見える「運動の同化」見出された***。運動の同化に関する最初

*Motion contrast detectorを直訳すれば「運動対比検出器」となるが、ここでは検出器の機能と知覚現象としての「運動の対比」を区別するため、「運動コントラスト検出器」の語を用いる。

**ただし、運動の対比の刺激依存性が、運動コントラスト検出器の特性だけでは説明されないことを示す結果も得られている。Raymond & Darcangelo (1990)は、Levi & Schor (1984)とほぼ同一の刺激布置で、テスト・誘導刺激の輝度コントラストの効果を測定し、対比効果は誘導刺激の輝度コントラストの増加とともに増大するが、テスト刺激の輝度コントラストにはほとんど依存しないことを見出している。この結果から、彼らは運動の対比が、図・地分離などの高次過程からの寄与を受けているとしている。

***知覚的判断の対象となる刺激が物理的に静止しており、周囲の刺激とは逆方向に運動して見える現象は古くから知られており、誘導運動(induced motion)の語が当てられてきた(Dunker, 1938)。誘導運動と運動の対比を区別する立場もあるが(例えばReinhardt-Rutland, 1988)、静止刺激は速度0で運動していると考えれば、両者を同一の枠組みで扱うことも可能である。また、ここで言う運動の同化に関する組織的な研究を初めて行ったRamachandranとその共同研究者らは、運動の捕捉(motion capture)という語を使用している。さらに、運動の対比と同化にheterokinesis、homokinesisという造語をあてる研究者もいる(Nawrot & Sekuler, 1990)。用語法による混乱を避けるため、本研究では周囲と逆方向の運動が知覚される

の報告はMacKay(1961)によってなされた。MacKayは、テレビ画面上のランダムノイズ(放送終了後の画面などに見られる)の手前でワイヤフレームを動かすと、フレームに囲まれた領域のランダムドットがフレームと同方向に運動するように見えることを報告している。MacKayの報告は実運動に近い刺激に関する現象観察であったが、Ramachandranと共同研究者は2フレーム仮現運動事態を用いてこの現象に関する実験的検討を行っている(Ramachandran & Anstis, 1983; Ramachandran & Inada, 1985; Ramachandran & Cavanagh, 1987)。Ramachandran & Anstis (1983)は、互いに相関のない2フレームのランダムドットパターンに縦縞格子パターンを空間的に重ねて提示し、ドットパターンのフレーム切り替えと同期して格子パターンを左右に移動させると、ドットと格子は知覚的に分離可能であるが、前者が後者に「張り付いて」1枚のシートのように動いて見えることを見出した。

このような運動の同化は、それ自体では曖昧な運動情報しか持たないドットパターンには応答を示さない運動検出器に対して、明確な運動情報を持つワイヤフレームや格子パターンに応答する運動検出器からの促進的な相互作用が働き、前者が後者と同様の応答を示すようになることによって生じると考えられる。運動の同化は、運動する生物の表面などに見られるテクスチャの、複雑な、またそれ自体ではかなりランダムな局所的運動情報を統合し、対象の知覚的同一性(object identity)を保持する機能の反映と考えられ、生態学的に見ても重要な意義を持つとされている(Ramachandran & Cavanagh, 1987; Braddick, 1993)。しかし、この現象に関する組織的な研究は最近になって始まったばかりであり、最近10年程度の間に基礎的な知見がようやく蓄積されつつあるのが現状である。また、従来の相互作用に関するモデルは1次元(並進)運動情報だけを対象としているが、3次元空間における観察者や視対象の動きが網膜上では2次元動画像情報として表現されていることを考慮すると、拡大／縮小、回転などの2次元運動情報の生成過程における相互作用の解明も極めて重要な課題である。本研究の第2の課題は、まず1次元運動の同化現象に見られる運動情報の相互作用の過程を、1次運動検出器応答と関係づけることによって解明し、さらにそこで得られた知見をもとに2次元運動情報の生成と相互作用の過程を明らかにすることである。

特徴対応型運動検出器に関して述べたのと同様、ここでも運動情報処理の上位過程場合を対比、同方向の運動が知覚される場合を同化と呼ぶ。

を構成する相互作用の解析は、その下位に存在する個々の検出器応答の特性と関係づけて初めて埒多きものとなると考えられる。古典的仮現運動のように刺激の空間的局在性が要請されない場合には、特定の1次運動検出器(あるいは明暗コントラスト検出器)の応答を操作する刺激の輝度の空間プロファイルとして正弦波関数そのものを使用することができる^{*}。第3章、及び第4章では正弦波刺激を用いて同化現象の解析を行う。

1. 4. 3 2フレーム仮現運動事態による運動知覚の解析の意義

本研究では、特徴対応型運動検出器の解析、及び同化現象の解析のいずれにおいても、2フレーム仮現運動事態を用いている。一方、我々が日常的に経験するものの「動き」は、そのほとんどが時間的に連続した実運動によってもたらされており、その意味では、2フレーム仮現運動事態は「特殊な」実験的状況であると言える。しかし、特定の現象の背後にある機構・法則の本質的特徴を捉える上で、特殊な実験状況を設定することが有効であり、むしろ必須であるというのは、科学研究一般の中でしばしば生じることである。厳密には真空中でのみ成立する万有引力(重力)の法則を実験的に検証することは、我々が経験する「ものが落ちる」という現象がすべて大気中で起こっているという現実によってその価値や一般性を失うことはない。本研究で用いるGabor刺激や正弦波刺激を日常の中で眼にすることはほとんどあり得ないが、これらの刺激は明暗知覚を支える過程の特徴を捉えるためのものであって、それを用いた実験によって得られる知見は、日常眼にする様々なものの「明るさ」や、さらには「動き」を理解する上で重要な手がかりを与えるものである。

2フレーム仮現運動事態についても同様の議論が可能である。2フレーム仮現運動事態では、視覚系の時間解像度から考えてほぼ瞬時に起こる、一度だけのフレーム切替えによって運動情報が生成される。従って、この事態では運動検出器は「インパルス応答」^{**}を生成することになる。ヒトの明暗知覚の解析は、線形フィルター理論を背景とした明暗コントラスト検出閾レベルでの精神物理学的研究により大きく進展したが(図1.16~17に示した考え方はその成果の一部である)、この研究領域ではフィルターの

^{*}これは、Gabor刺激でコントラスト変調をかけるGauss関数の広がりを十分に大きくしたものと考えることができる。

^{**}あるシステムにデルタ関数で近似されるような時間的に極めて短い刺激を与えたときの応答。

時間特性はすべてインパルス応答、もしくはその等価表現である時間周波数特性によって記述される。明暗コントラスト検出器の時間特性がインパルス応答によって記述されるならば、この検出器との対応付けを行う上で運動検出器についてもインパルス応答(もしくはそれに近い応答)とその相互作用を解析することは有効な戦略の1つであると言える。日常的な運動の知覚をすべて説明しうる枠組みを確立することは本研究の範囲を越えているが、2フレーム仮現運動事態という「特殊な」状況で生じる現象を解析することは、通常の運動知覚を支えるメカニズムの本質的特徴を顕在化させ、その特性を記述し、構造を解明するために必要であり、かつ有効なステップである。

第2章 特徴対応型運動検出器の解析

2. 1 序論

第2章ではまず、明暗コントラスト過程の特性解析に関する研究でその適切性・有効性が明らかにされてきたGabor刺激を用い、2つの刺激間に見られる古典的仮現運動の時空間特性を解析する。次に、3刺激による分裂／融合運動事態における抑制的相互作用の空間周波数特性を解析する。これらの結果に基づき、特徴対応型運動検出器の特性と明暗コントラスト検出過程の特性との関係を明らかにすることによって、検出器の構造解明を試みる。さらに、特徴対応型運動検出器への入力が輝度コントラスト検出過程からのみ行われているのか、あるいは色彩コントラスト検出過程からも運動検出器への入力があり得るのかについても実験的検討を行う。

2. 2 実験2-1：2刺激間の運動知覚の時空間特性

線形フィルター理論を背景とした明暗コントラスト検出閾レベルでの精神物理学的研究では、ヒトの視覚系には時空間特性の異なる2種類の明暗情報処理系(明暗コントラスト検出器群)が存在することが示されている。このうち一方は高時間周波数・低空間周波数領域で、他方は低時間周波数・高空間周波数領域で最大感度を示すもので、ステップ刺激に対する応答の違いから、それぞれ過渡型(transient)チャンネル、持続型(sustained)チャンネルと呼ばれた(Kulikowski & Tolhurst, 1973; Tolhurst, 1973, 1975a,b)。当初、これら2つの系は質的に異なる互いに独立なものであり、過渡型チャンネルは主に運動情報処理に、持続型チャンネルは形態情報処理に関与すると主張された(Tolhurst, 1973, 1975a,b)。このような立場に対してはその後いくつかの批判が提出され(Lennie, 1980a, bなど)、両者の相違は質的・絶対的なものではなくむしろ量的・相対的なものであると考えられるようになったが、マスキングなど多くの知覚現象を解明する上で有効な枠組みとして広く受け入れられてきた^{*}(Breitmeyer, 1984; Green, 1984)。

^{*}現在では、後述のP系、M系という分類がより一般的に受け入れられているが、本文で述べた分類基準は基本的に同じである。過渡型チャンネルがM系に、持続型チャンネルがP系に対応する。

2刺激間に生じる古典的仮現運動の時間特性に関しては、いわゆるSOA法則とISI法則の存在が古くから知られている。各刺激の提示時間と刺激間間隔(ISI; inter-stimulus-interval)の関係を述べたKorteの第4法則では、提示時間が短い(通常0.1sec程度以下)場合、一定の運動印象を得るためには提示時間の増加に伴いISIを減少させる必要があるとされる。刺激提示時間とISIの和は刺激の立ち上がり間隔(SOA; stimulus onset asynchrony)に等しいことから、この法則はSOA(一定の)法則とも呼ばれ、刺激立ち上がりの時間間隔が仮現運動の規定要因であることを示すものと考えられている。一方、提示時間が長い条件では、仮現運動の知覚はSOAよりもむしろISIによって規定されることが知られている(ISI法則)。実験2-1では、これら2つの法則が成立する刺激提示時間条件で、特徴対応型運動検出器が過渡型チャンネル・持続型チャンネルからどのような寄与を受けているかについて検討する。

2. 2. 1 方法

2. 2. 1. 1 刺激と装置

刺激はマイクロコンピュータ(PC-9800VM: NEC社製)とカラーグラフィックシステム

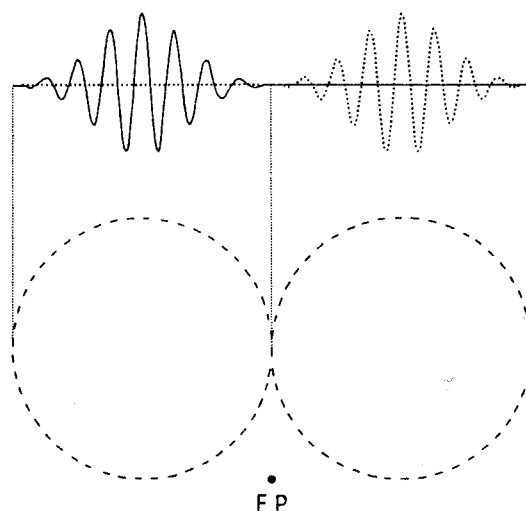


図2.1 実験2-1における刺激の空間布置

Gabor刺激は画面中央から左右2degreesの位置を中心に提示される。図の上段は刺激の輝度プロフィール(空間周波数2.0cpd)を、下段は刺激提示範囲(直径4degrees)を示す。画面中央から2degrees下の位置に凝視点(FP)を常時提示した。

(Image Maker: YDK社製)を用いて作成し、RGB各8bitの輝度諧調を有する画像メモリ(IM-9800AN: Videotron社製)に格納した後、D/Aコンバータ(自作)を介してフレーム周波数60HzのカラーCRT(CM09A1: Shibasoku社製)上に提示した。このシステムではRGB各10bitの輝度諧調を有する画像を提示することが可能であった。輝度のガンマ補正には自作ソフトウェアによるlookup tableを使用した。刺激の空間配置を図2.1に示す。刺激は、画面の平均輝度を L_0 とし、画像上の各点(x,y)の輝度 L が、

$$L(x,y)=L_0[1+C(x,y)]$$

で規定されるGaborパッチである。特に指定のない限り、平均輝度は 190cd/m^2 、CIE色度座標値は(x,y)=(0.296,0.589)である。コントラスト関数 $C(x,y)$ は、

$$C(x,y)=C_0*\exp[-(x^2+y^2)/s^2]*\cos(2\pi fx)$$

で示される2次元Gabor関数であり、空間周波数 f の縦縞正弦波格子パターンを、広がり s のGauss関数でコントラスト変調したものである。また、 C_0 は正弦波格子パターンの輝度コントラスト(パターンの最大輝度と最小輝度の差を平均輝度で除した値の100倍)である。空間周波数 f は0.75、2.0、4.5cpd(c/degと表記する場合もある)の3種とした。すべての空間周波数について広がり s は1.0degとし、 $\pm 2s$ の範囲内に刺激を提示した。Gabor刺激は画面中央から左右2degreesの位置を中心として提示し、画面中央の下方2degreesの位置に凝視点を常時提示した。

2. 2. 1. 2 手続き

被験者は暗室内で84cmの距離から右単眼で刺激を観察した。実験セッションは、暗順応6分、平均輝度(190cd/m^2)の一樣画面への明順応6分の後開始された。各試行では、2つのGabor刺激を2フレーム仮現運動事態で提示し、刺激間に仮現運動が知覚されるかをyes/noの2件法により判断するよう求めた。刺激提示順序(左右のGabor刺激のどちらを先に提示するか)、及びISIは試行間でランダムに変化させた。刺激提示時間の短い条件(33 msec)ではISIを-33 msecから567 msecの範囲で変化させ、提示時間の長い条件(1000 msec)ではISIを-500 msecから567 msecの範囲で変化させた。各実験セッションではISI毎に10試行を行い、空間周波数と提示時間の各組み合わせについて3セッションを実施した。空間周波数と提示時間はセッション間で変化させた。

2. 2. 1. 3 被験者

被験者はYO(本論文申請者)と他の1名(SN)である。YOは裸眼正常視、SNはコンタクトレンズによる矯正視である。

2. 2. 2 結果

本実験に先立ち、すべての空間周波数と刺激提示時間条件について単一のGabor刺激に対する輝度コントラスト検出閾を測定した。測定は恒常法で、画面上に何らかの輝度変化が知覚されるか否かについてyes/noの2件法により判断するよう求めた。まず、異なる輝度コントラストレベルについて各50回の試行を行いyes反応の割合を求めた。次に、Weibull関数を用いて最小自乗法によるデータのフィッティングを行い、検出閾としてyes反応が50%となる輝度コントラスト値を推定した。刺激の輝度コントラストを操作した実験では、この測定により得られた検出閾値を単位として用いた。

2. 2. 2. 1 運動知覚割合 v s I S I 関数の空間周波数依存性

図2.2に仮現運動の知覚割合をISIの関数として示す。刺激の輝度コントラストは40%である。上のパネルは被験者YOの、下のパネルはSNの結果である。また、左のパネルは提示時間33 msecの、右のパネルは1000 msec条件の結果である。提示時間が短い条件(33msec)で空間周波数が0.75 cpdの場合(□)、運動知覚割合はISIが-33~0 msecでは0%であるが、その後ISIの増加と共に急激に増加し67 msecで100%となっている。これに対し周波数が2.0 cpd(○)では知覚割合の増加はやや緩やかとなり、ISIが17~33 msec程度から増加し始めて67~100 msecでほぼ100%となっている。周波数が4.5 cpd(●)では知覚割合の増加はさらに緩やかとなり、ISIが50~67 msecとなって初めて増加の傾向を示している。また、最大の知覚割合は133~150 msecで得られているが、その値は80~90%にとどまっており、他の2条件よりは低くなっている。ISIが200~400 msecの範囲ではすべての空間周波数条件で知覚割合が減少し、これより長いISIでは運動がまったく知覚されなくなっているが、知覚割合が減少する部分では被験者間に共通の明確な空間周波数の効果は得られていない。以上の結果から、提示時間が短い条件では、刺激の空間周波数が低いほどより広い時間範囲でかつより高頻度で運動が知覚される、即ちこの条件での仮現運動知覚は低空間周波数優位性を示すと言える。

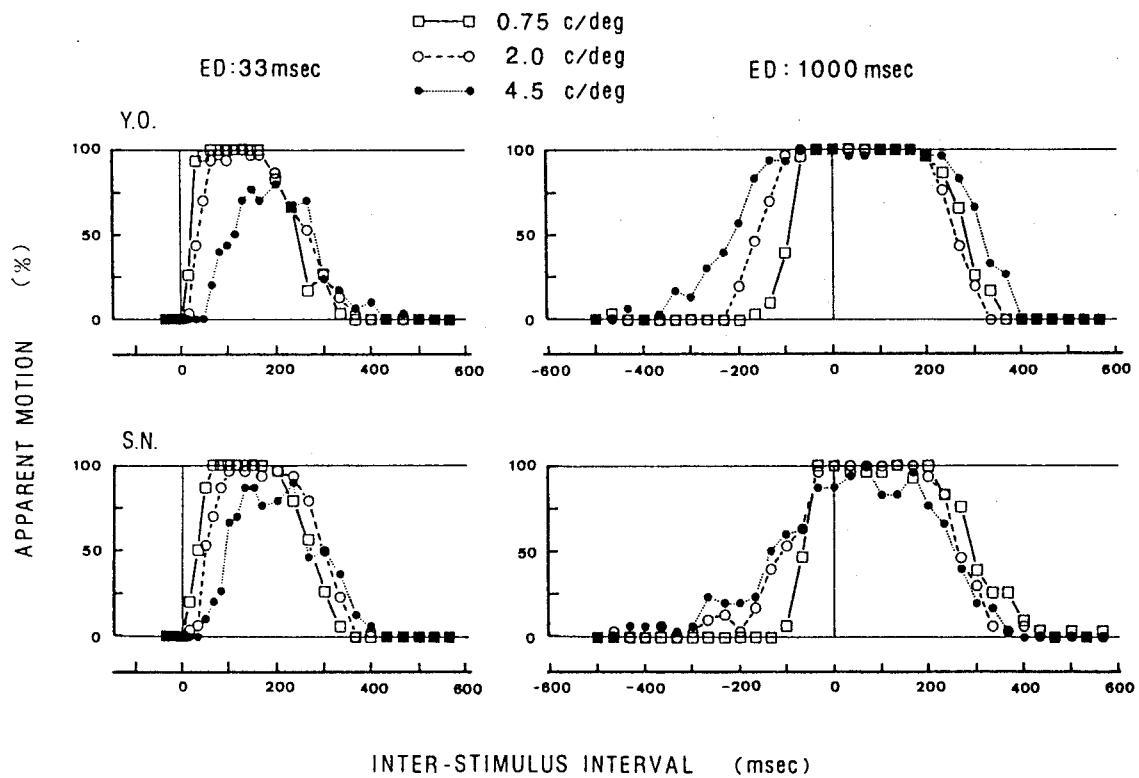


図2.2 知覚割合 vs ISI関数

仮現運動の知覚割合をISIの関数としてプロットした。左のパネルは提示時間が短い条件(33msec)の、右のパネルは長い条件(1000msec)の結果を示す。上段と下段のパネルは異なる被験者(YO、SN)の結果である。図中の各シンボル(□、○、●)は異なる空間周波数条件のデータである。

一方、提示時間が長い条件(1000msec)では、知覚割合は負のISI領域から増加し始めているが、関数の立ち上がりは提示時間が短い条件とは逆に高空間周波数ほど早くなっている。空間周波数が0.75 cpdの場合(□)、知覚割合の増加はISIが-150~-100 msecの範囲から始まっているが、2.0 cpd(○)、4.5 cpd(●)ではそれぞれ-200 msec、-300 msec程度のISIで知覚割合が増加し始めている。いずれの空間周波数条件でも、知覚割合はISIが-33~200 msecの範囲で最大値を示し、その後減少する傾向を示しているが、最大値のレベル(100 %)と減少する部分に関しては被験者間に共通の明確な空間周波数の効果は得られていない。以上の結果から、提示時間が長い条件では、刺激の空間周波数が高いほどより広い時間範囲で運動が知覚される、即ちこの条件での仮現運動知覚は高空間周波数優位性を示すと言える。

刺激提示時間が短い条件、長い条件ともに長いISI領域での知覚割合の減少部分には明確な空間周波数の効果は得られなかった。被験者の報告によれば、このような長いISI領域では、刺激が運動して知覚されたか、あるいは継時的に(運動の知覚を伴わずに)知覚されたかの判断がやや困難になっている。このISI領域では判断基準を一定に保つことが難しかったために周波数の効果が顕在化しなかったのかも知れない。以下では、知覚割合の増加する部分を中心として検討を進める。

2. 2. 2. 2 統制実験：G a b o r 刺激の提示サイクル数と距離の効果

本実験では、Gauss刺激の広がり(s)はすべての空間周波数条件で同一に保たれていたために、刺激提示領域内に含まれる正弦波格子の提示サイクル数は周波数の増大と共に多くなっている。また、Gabor刺激間の距離も一定であったために、正弦波格子の波長を単位とした考えた場合、刺激の移動距離は周波数の増加と共に大きくなっている。本実験で得られた空間周波数の効果が、これらの刺激特性によるartifactであるか否かについて検討するために統制実験を行った。この実験では、空間周波数(f)、Gauss関数の広がり(s)、及び移動距離として以下の4条件を設定した。

- (a) $f=0.75$ cpd $s=1$ degree 距離=4 degrees
- (b) $f=4.5$ cpd $s=1$ degree 距離=4 degrees
- (c) $f=4.5$ cpd $s=10$ minutes 距離=4 degrees
- (d) $f=4.5$ cpd $s=10$ minutes 距離=40 minutes

条件(a)及び(b)は本実験で用いられたものと同一である。条件(c)及び(d)では提示サイクル数が条件(a)と等しくなっている。また条件(d)では正弦波格子の波長を単位とした移動距離が条件(a)と等しくなっている。

図2.3はこれら4条件の結果を示したものであるが、条件(a : □)、(b : ●)の結果は2名の被験者共に本実験の結果と極めてよく一致しており、空間周波数と刺激提示時間の間に相互作用が見られている。提示時間の短い条件では、条件(c : △)の結果は(b)とよく一致しており、(a)に比べてより長いISI領域で知覚割合が増加している。また、条件(c)での最大知覚割合は(b)と一致しており、被験者YOでは(a)よりも低い値を示している。従って、今回の実験状況では提示サイクル数は結果に有意な効果を及ぼさないと言える。一方、条件(d : ▲)では知覚割合は(b)よりも短いISIで増加し始めており、移動距離が大きな効果を持つことが示されている。ここでより興味深いことは、条件(d)の結果が、空間周波数は異なるが波長を単位とした移動距離が同一の条件(a)とよく一致している点である。これは、提示時間が短い条件では、知覚割合と移動距離の関係が刺激の空間周波数成分によって統一的に記述可能であることを示唆している。

提示時間の長い条件でも、提示サイクル数をそろえた場合、空間周波数の効果はやや減少するものの、消失するには至っていない(□と△)。ただし、この条件では移動距離の効果はほとんど見られない(△と▲)。以上のことから、本実験で得られた負のISI領域における空間周波数の効果は、提示サイクル数及び波長を単位とした移動距離の相違によるものではないと言える。

以上の結果は、提示時間が短い条件での低空間周波数優位性と長い条件での高空間周波数優位性が、Gabor刺激の提示サイクル数によるものではないことを示すものである。また、移動距離を刺激の波長を単位としてそろえた場合、提示時間の短い条件では周波数の効果が消失したが、提示時間の長い条件では効果の消失は見られなかった。これらのことから、提示時間と空間周波数の相互作用は提示サイクル数と距離要因によるartifactではないと結論できる。以下の検討では、本実験と同様、Gauss関数の広がり及び視角単位での移動距離を同一にした刺激を用いて解析を進める。

2. 2. 2. 3 輝度コントラストの効果

次に、刺激の輝度コントラストを検出閾上2倍から8倍まで変化させて、知覚割合 vs ISI関数を測定した。Gabor刺激の空間周波数は、0.75 cpdと4.5cpdの2種とした。図2.4はその結果で、各パネルに付された数値は輝度コントラストを検出閾単位で示したものである。提示時間が短い条件での低空間周波数優位性は低コントラスト領域でより顕著に現れ、提示時間が長い条件での高空間周波数優位性は高コントラスト領域で顕著になるという違いは見られるものの、全体的な傾向は輝度コントラストを固定した場合(40%; 図2.2)の結果と一致している。提示時間・空間周波数・ISIと輝度コントラストとの関係をさらに解析するために、提示時間・空間周波数条件毎に、ISIを-167~100msec、0msec、100~200msecの3つの領域に分割し、各ISI領域での平均知覚割合を輝度コントラストの関数として図2.5にプロットした。ただし提示時間が短い条件については100~200msecの領域の結果のみを示す。横軸上の矢印を付したデータは単一刺激に対する検出閾コントラストである。

提示時間が短い条件では、低空間周波数に対する知覚割合が低い輝度コントラストで急激に立ち上がっているのに対し、高空間周波数に対する知覚割合はより緩やかに増加していることがわかる。2つの空間周波数に対する知覚割合 vs コントラスト関数の水平方向の距離が検出閾の差よりも大きいことから、知覚割合の違いはコントラスト感度の差によるものではなく、運動検出に対する感度差を反映していると言える。これに対し、提示時間が長い条件では、0msec以上のISI領域ではコントラスト特性に空間周波数依存性は見られないが、負のISI領域では、ほぼ全ての輝度コントラストで高空間周波数に対する知覚割合が低周波数よりも高く、高周波優位性が得られている。ここで興味深いもう1つの特徴は、低空間周波数に対する知覚割合が、輝度コントラストの上昇に対してほとんど増加しないか、やや減少している点である。これは、過渡型・持続型チャンネルの寄与を受ける運動検出器間の抑制的相互作用を示すものと考えられるが、この点については項を改めて述べる。

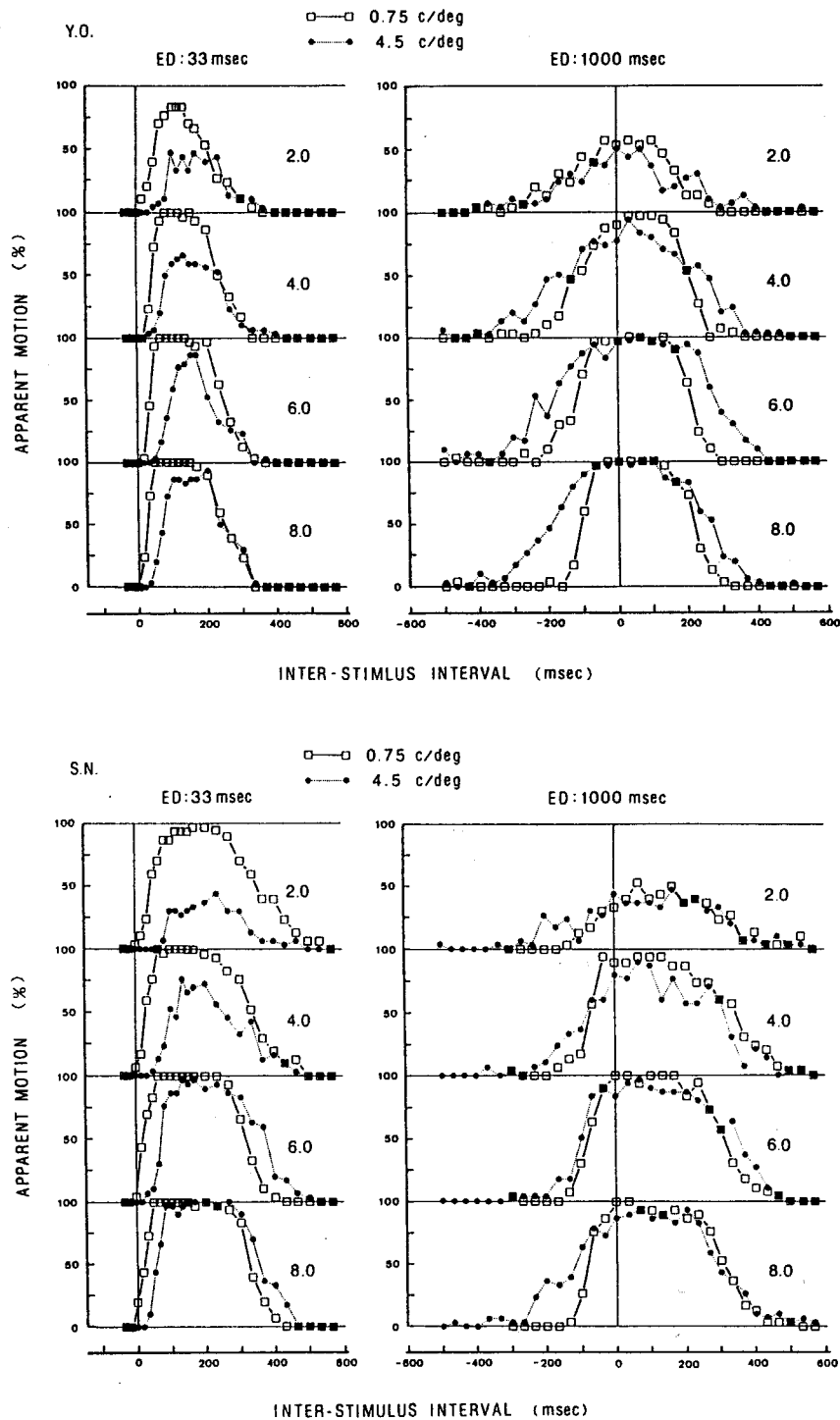


図2.4 知覚割合 vs ISI関数に対する輝度コントラストの効果

刺激の輝度コントラストを検出閾上2倍から8倍まで変化させた場合の知覚割合 vs ISI関数を示す。上のパネルは被験者Y.O.の、下のパネルは被験者S.N.の結果である。各パネルに付された数値は、検出閾を単位とした刺激の輝度コントラストを示す。

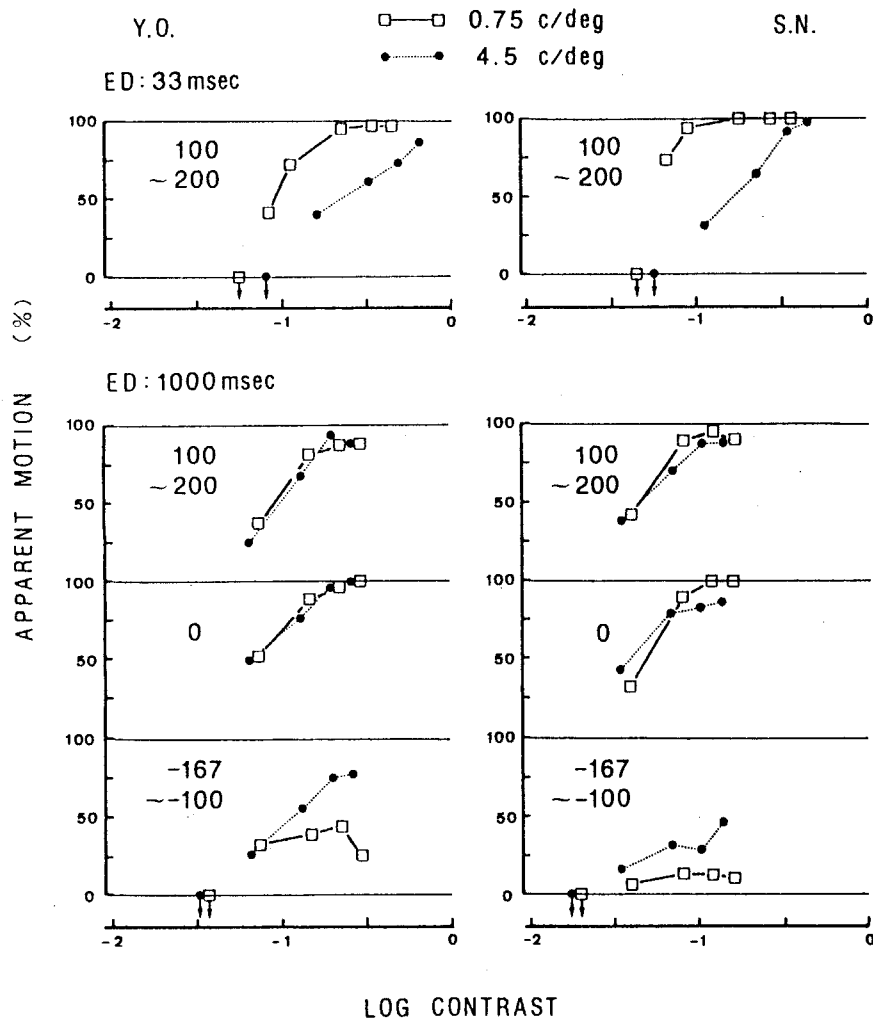


図2.5 知覚割合 vs 輝度コントラスト関数

正(100~200msec)・負(-167~-100msec)のISI領域における平均知覚割合、及びISIが0msecの場合の知覚割合を輝度コントラストの関数としてプロットした。ただし、提示時間が短い条件では正のISI領域についてのみ結果を示す。各パネルの横軸上の矢印は検出閾コントラストである。

2. 2. 2. 4 順応輝度の効果

視覚系の時間特性は順応レベルによって変化し、中・低空間周波数領域では、高輝度に順応した場合、高時間周波数にピークを持つ帯域通過型(過渡型)特性を示すが、順応レベルが低くなるにつれ、次第に低域通過型(持続型)特性へと変化することが知られている(van Nes, Koenderink, Nas & Bouman, 1967; Ohtani & Ejima, 1988)。従って、2.2.2.1で得られた空間周波数の効果が視覚系の時間応答特性の違いを反映するものであるとすれば、順応輝度を下げることによって空間周波数を増加させた場合と同様の効果が得られると予測される。この点を検討するために、Gabor刺激の空間周波数を2.0 cpd、刺激画面の平均輝度を190cd/m²または0.8cd/m²として知覚割合 vs ISI関数を測定した。

図2.6はその結果であるが、提示時間が短い条件では順応輝度が高い場合(□)の方が低い場合(●)に比べて知覚割合が高く、同一順応輝度レベルで空間周波数を低下させた場合と同様の効果が得られている。また、提示時間が長い条件の負のISI領域では、順応輝度が高い場合に知覚割合が低下しており、ここでも空間周波数を低下させた場合と同様の効果が得られている。2.2.2.1項及び本項で得られた結果は、仮現運動知覚の時間特性が、明暗検出過程に存在する過渡型・持続型チャンネルの特性によって説明可能であることを示唆するものである。

2. 2. 3 考察

仮現運動知覚割合 vs ISI関数に対する空間周波数の効果を検討した結果(2.2.2.1、2.2.2.2)から、提示時間が短い条件(33msec)では、空間周波数が低いほど知覚割合 vs ISI関数の立ち上がりが早く、関数のピークも高い値を示すことが明らかとなった。過渡型チャンネルは低空間周波数・高時間周波数(提示時間の短い刺激は高時間周波数成分を多く含む)領域で大きな応答を示すことから、この提示時間条件での運動知覚は、主に過渡型チャンネルの応答によって媒介されていると考えられる。これに対し、提示時間が長い条件(1000msec)では、知覚割合 vs ISI関数が負のISI領域から立ち上がっているが、関数の立ち上がりは提示時間が短い条件とは逆に高空間周波数ほど早くなっている。この高空間周波数優位性は、負のISI領域では持続型チャンネルの応答が運動知覚を媒介しているという考えを支持するものである。提示時間が長い条件の結果について注意すべきことは、関数の立ち上がりが-300~-100 msecとかなり大きな負の値を

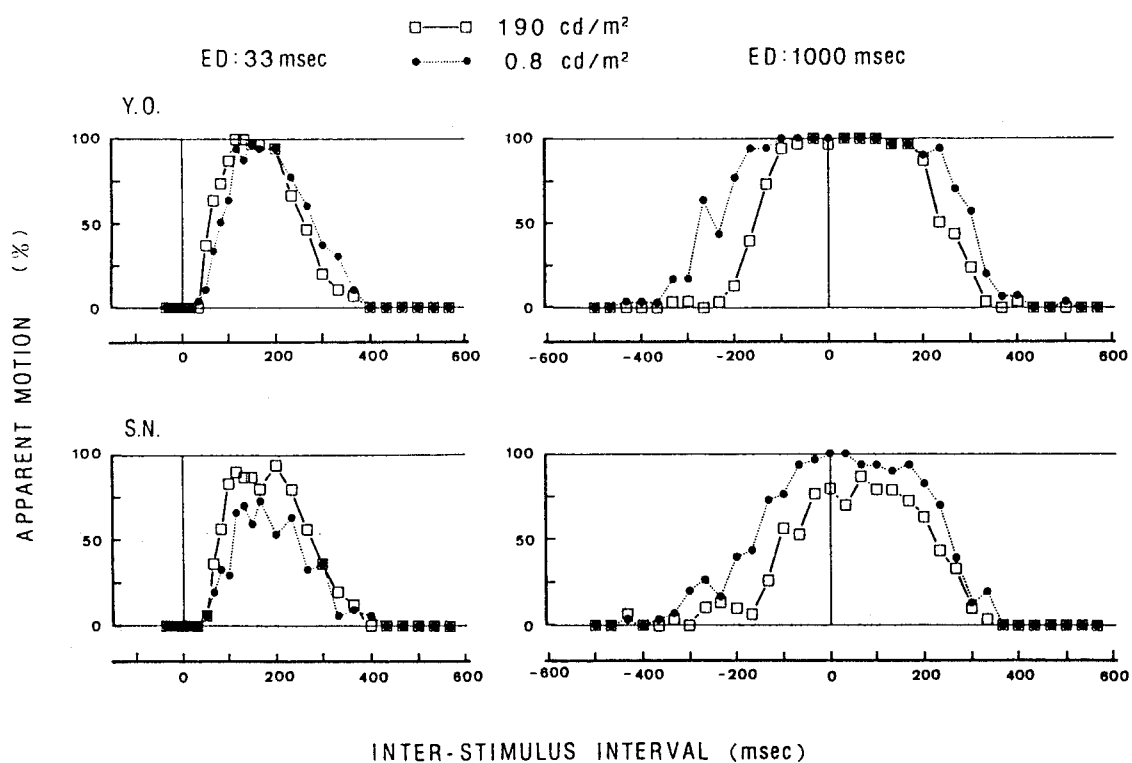


図2.6 知覚割合 vs ISI関数に対する順応輝度レベルの効果

順応輝度を 190cd/m^2 または 0.8cd/m^2 とした場合の知覚割合 vs ISI関数を示す。刺激の空間周波数は 2.0cpd である。提示時間が短い条件では順応輝度が高い場合に知覚割合が高くなっているが、提示時間が長い条件の負のISI領域では順応輝度が低い場合に知覚割合が高くなっている。

とることである。同様の結果はKahneman & Wolman (1970)によっても確認されているが、これは提示時間が長い場合、第1刺激の消失以前に第2刺激が提示されても第1刺激から第2刺激への運動が知覚されることを意味している。過渡型チャンネルは刺激の立ち上がり・立ち下がりにより短い潜時で応答することから(Tolhurst, 1975b)、特徴対応型運動検出器が過渡型チャンネルの出力のみを利用しているとするならば、このような負のISI領域では第2刺激の立ち下がり(時間的に先行する)と第1刺激の立ち上がり(時間的に後続する)に対する応答によって第2刺激から第1刺激への運動が検出されることになる。しかし、実際に知覚される運動は常に第1刺激から第2刺激へ方向であり、過渡型チャンネルの応答に基づく予測とは一致しない。従って、このISI領域では特徴対応型運動検出器は持続型チャンネルの出力を利用して運動検出を行っていると考えられる。

輝度コントラストの効果に関する実験結果(2.2.2.3)でも、提示時間が短い条件では特に低いコントラストレベルで顕著な低空間周波数優位性が得られており、過渡型チャンネルの応答に基づいて運動検出が行われているという考えを支持している。これに対し、提示時間が長い条件では、0msec以上のISI領域ではコントラスト特性に空間周波数依存性は見られない。知覚割合 vs ISI関数でもこの領域では空間周波数の効果が見られなかったことを考慮すると、この領域では、単一のチャンネル、おそらく持続型チャンネルの応答に基づいて運動検出が行われていると考えられる。負のISI領域では、ほぼ全ての輝度コントラストで高空間周波数に対する知覚割合が低周波数よりも高く、高周波優位性が得られている。この結果は、この領域での運動検出が高空間周波数に対して感度が高い持続チャンネルの応答に基づいているという考えを支持している。ここで得られたもう一つの重要な知見は、低空間周波数に対する知覚割合が、輝度コントラストの上昇に対してほとんど増加しないか、やや減少している点である。負のISI領域では第2刺激の立ち上がりが第1刺激の立ち下がりにより先行するため、低空間周波数に感度を持つ過渡型チャンネルの応答からは第2刺激から第1刺激への運動情報が生成されることになる。この運動情報が輝度コントラストの上昇に伴ってその強度を増し、持続型チャンネルの応答から生成される第1刺激から第2刺激への運動を抑制すると考えれば、他の条件とは大きく異なる輝度コントラスト特性を説明することが可能である。

順応輝度レベルの効果に関する実験では、提示時間が短い条件では順応輝度が高いほど知覚割合は高く、提示時間が長い条件の負のISI領域では順応輝度が低いほど知覚割合は高くなることが明らかになった。既に述べたように(2.2.2.4)、中・低空間周波数領域では、視覚系の時間特性が順応輝度の増大に伴って持続型から過渡型へと変化することを考えると、これらの結果もまた前者が過渡型チャンネルの、後者が持続型チャンネルの寄与によるものとする考えを支持するものである。このうち、提示時間が長い条件の負のISI領域での結果は、持続型チャンネルの応答から生成される第1刺激から第2刺激への運動が、過渡型チャンネルの応答から生成される抑制的運動情報によって抑制されるが、その抑制効果は過渡型チャンネルが優勢となる高い順応輝度でより顕著になると考えれば、輝度コントラストの効果と同一の枠組みで説明可能である。

以上の結果から、古典的仮現運動を媒介する特徴対応型運動検出器は、過渡型・持続型両チャンネルの応答から寄与を受けており、提示時間が短い場合には主として過渡型チャンネルが、長い場合には持続型チャンネルが運動検出器の応答を規定すると考えられる。ここで得られた知見は、特徴対応型運動検出器の特性を明暗コントラスト検出器という下位過程の特性との関係で解析することによって、検出器の構造をより明確にすることが可能であることを示すものである。

2. 3 実験2-2：分裂／融合運動知覚の空間周波数特性

図2.7(a)に示すように、2フレーム事態で各フレームに1つの刺激(G1とG2)を提示すると、提示順序によりG1からG2、またはG2からG1への運動が知覚される。これに対し、図2.7(b)のようにG2を含むフレームにもう1つの刺激(G3)を追加提示すると、提示順序によりG1からG2とG3への分裂運動、またはG2とG3からG1への融合運動が知覚される場合がある。ただし、この分裂／融合運動の知覚はG1とG2・G3間の空間周波数関係、距離などの刺激要因によって変化し、例えば、図に示すような空間布置で全ての刺激の空間周波数を同一にすると、G1・G2間にのみ運動が知覚され分裂／融合運動は生じない。この分裂／融合運動とその消失は、G1とG2・G3間の運動を検出する特徴対応型運動検出器の抑制的相互作用によって媒介されていると考えられているが、相互作用の強さが検出器応答の強さを反映するとの仮定に立てば、相互作用の特性から逆に検出器の特性を解析することが可能である。実験2-2では、刺激の空間周波数を操作して抑制的相互作用の変化を定量化し、その結果に基づいて特徴対応型運動検出器の周波数特性を解明する。

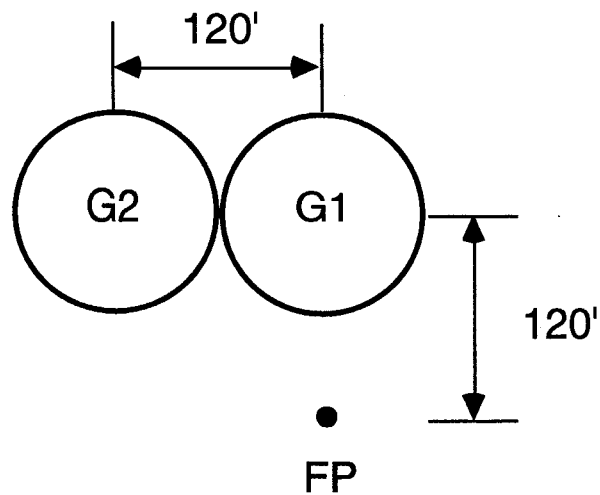
2. 3. 1 方法

2. 3. 1. 1 刺激と装置

装置及び刺激作成法は実験2-1と同様である。刺激の空間配置を図2.7に示す。刺激はG1～G3で示されるGaborパッチである。Gauss関数の広がり(s)は30 minutesとし、 $\pm 2s$ の範囲内に刺激を提示した。平均輝度は 170cd/m^2 、CIE色度座標値は $(x,y)=(0.296, 0.589)$ である。画面中央の下方2 degreesの位置に凝視点を常時提示した。

2刺激条件[図2.7(a)]では、画面中央(G1)及びその左または右120 minutesを中心とした位置(G2)に2つのGabor刺激を実験2-1と同様の2フレーム仮現運動事態で提示した(図はG2が左側の例である)。刺激提示時間は500 msec、ISIは0 msecである。G1の空間周波数は1.0、2.83、5.66 cpdのいずれかとし、G2の周波数は1.0～5.66 cpdの範囲で半オクターブステップで変化させた。G1の輝度コントラストは20%、G2は20%または40%とした。3刺激条件[図2.7(b)]では、2刺激条件のG2と同時に第3の刺激(G3)を反対側に追加提示した。G1・G3間の距離は240minutesとした。G1とG3の空間周波数は常に同じで1.0、

(a) Two-patch display



(b) Three-patch display

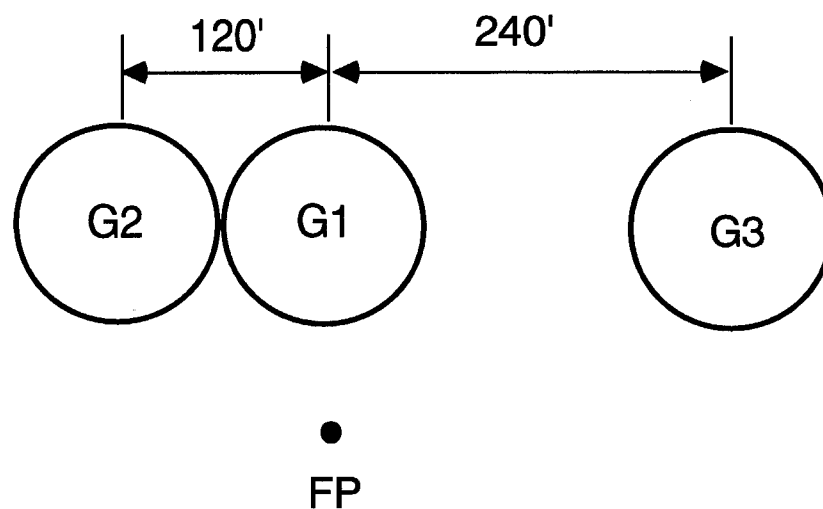


図2.7 実験2-2における刺激の空間布置

パネル(a):2刺激条件では直径120minutesの2つのGabor刺激(G1・G2)が中心間距離120minutesで提示される。被験者はG1・G2間に運動が知覚されるか否かを判断する。パネル(b):3刺激条件ではG2と同時にG1に対して反対側240minutesの位置に第3の刺激(G3)が提示される。被験者はG1・G3間に運動が知覚されるか否かを判断する。両条件ともに、G1の下方120minutesの位置に凝視点(FP)を常時提示した。

2.83、5.66cpdのいずれかとし、G2の周波数は1.0～5.66cpdの範囲で半オクターブステップで変化させた。G1とG3の輝度コントラストは20 %、G2は20 %または40 %とした。

2. 3. 1. 2 手続き

被験者は暗室内で84cmの距離から右単眼で刺激を観察した。実験セッションは、暗順応6分、平均輝度(170cd/m^2)の一樣画面への明順応6分の後開始された。2刺激条件での各試行では、2つのGabor刺激を2フレーム仮現運動事態で提示し、刺激間に運動(G1からG2、またはG2からG1)が知覚されるか否かをyes/noの2件法により判断するよう求めた。3刺激条件では、G1・G2間の運動は無視し、G1・G3間に運動(G1からG3、またはG3からG1)が知覚されるか否かの判断を求めた。

2刺激条件では、G2の空間周波数と輝度コントラスト、G1との相対位置(右または左)、及び提示順序(G1・G2のどちらを先に提示するか)を試行間でランダムに変化させた。各実験セッションではこれら4つの変数の各組合せについて10試行を行い、G1の空間周波数毎に3セッションを実施した。G1の空間周波数はセッション間で変化させた。3刺激条件では、G2の空間周波数と輝度コントラスト及び提示順序を試行間でランダムに変化させた。各実験セッションではこれら3つの変数の各組合せについて10試行を行い、さらにG2を提示しない試行を20回追加した。G1の空間周波数とG2の相対位置毎に3セッションを実施した。G1・G3の空間周波数とG2の相対位置はセッション間で変化させた。

2. 3. 1. 3 被験者

被験者はYOと他の4名(SN、YE、KI、AT)である。YOとSNはすべての実験に参加し、他の3名は評定法を用いた補足実験に参加した。YO、YE、ATは裸眼正常視、SNとKIはコンタクトレンズによる矯正視である。

2. 3. 2 結果

2. 3. 2. 1 2刺激条件・3刺激条件における空間周波数依存性

2刺激条件の結果を図2.8に示す。各パネルの横軸はG2の空間周波数、縦軸はG1・G2間に運動が知覚される割合を示す。上中下の各パネルはそれぞれ、G1の空間周波数が

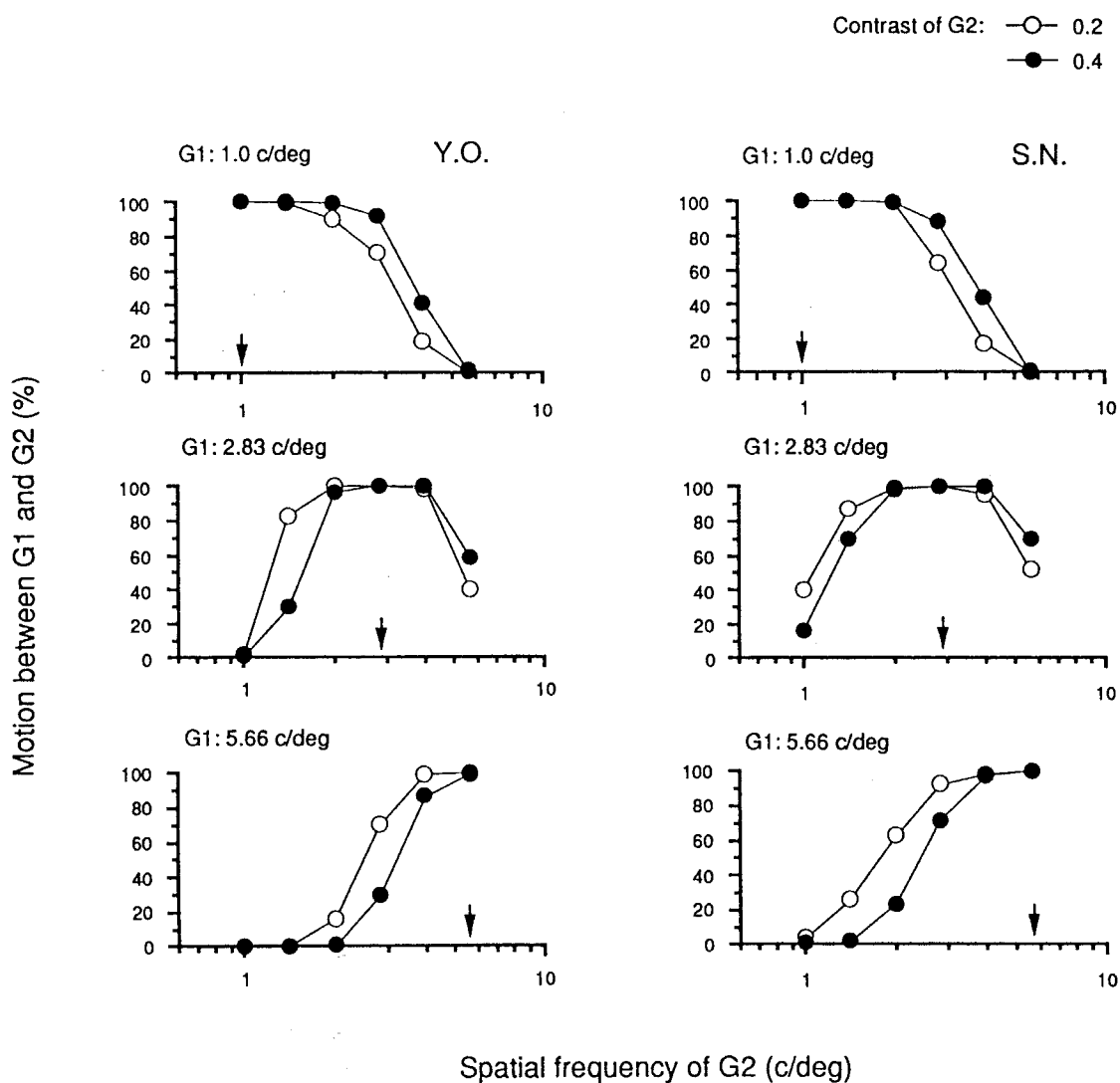


図2.8 2刺激条件における運動知覚割合の空間周波数特性

2刺激条件でG1・G2間に運動が知覚される割合を、G2の空間周波数の関数としてプロットした。左右のパネルは異なる被験者(YO、SN)の結果を、上・中・下のパネルはG1の空間周波数を変化させた場合の結果を示す。2つのシンボル(○、●)はG2の輝度コントラストに対応している。いずれの被験者、G1の周波数条件でも、G1とG2の周波数が一致する場合(横軸上の矢印)に知覚割合が最大となる、空間周波数選択性が示されている。

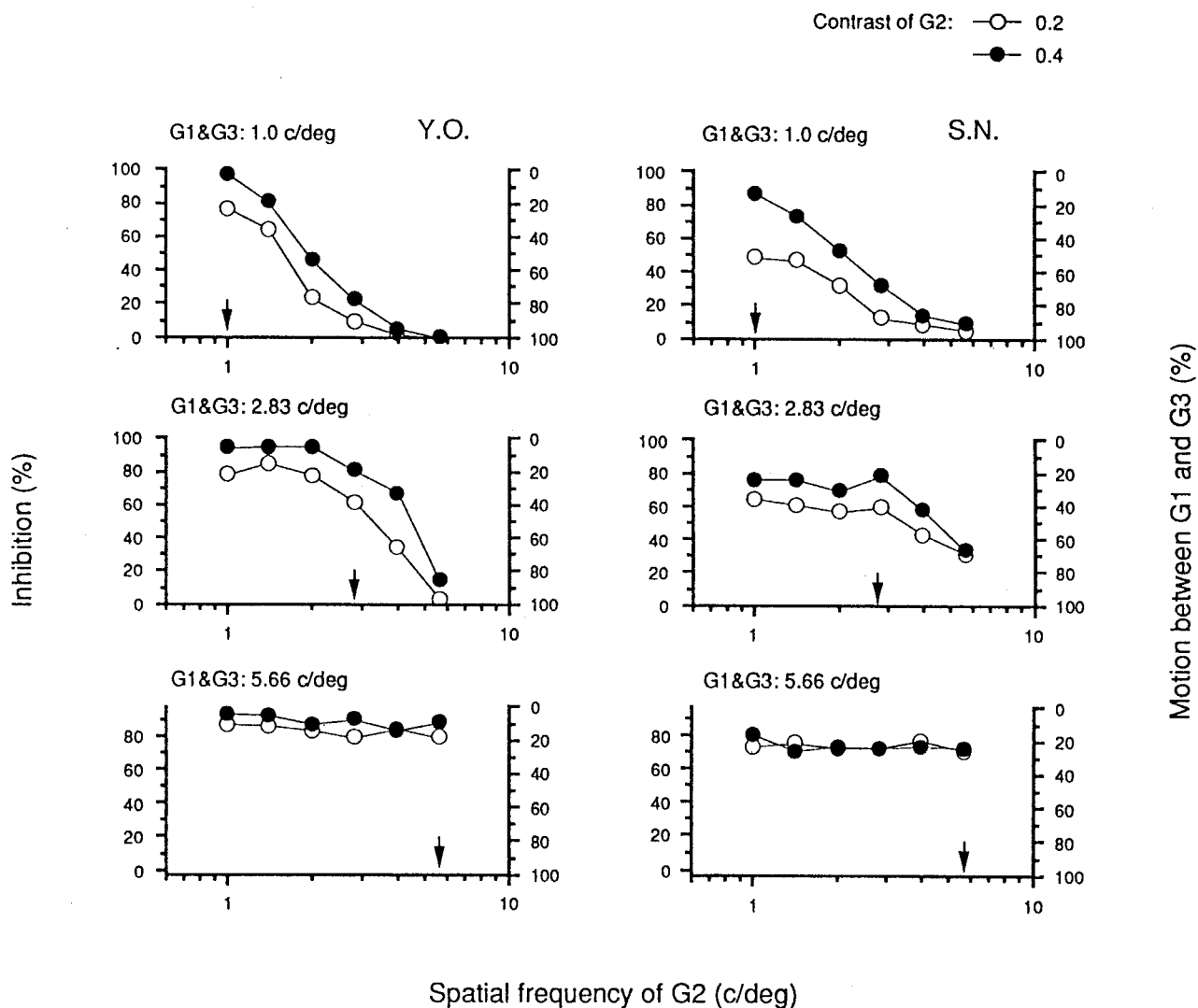


図2.9 3刺激条件における運動知覚割合の空間周波数特性

3刺激条件でG1・G3間に運動が知覚される割合を、G2の空間周波数の関数としてプロットした。左右のパネルは異なる被験者(YO, SN)の結果を、上・中・下のパネルはG1・G3の空間周波数を変化させた場合の結果を示す。いずれの被験者でも、G2の周波数がG1・G3よりも低い(横軸上の矢印の左側)領域では知覚割合が低く(右側の縦軸参照)、G2の周波数がG1・G3よりも高い(矢印の右側)領域では知覚割合が次第に増加するという、空間周波数非対称的な抑制効果が見られる。

1.0、2.83、5.66 cpdの場合の結果であり、左右の各パネルは被験者YOとSNの結果である。図中のシンボルはG2の輝度コントラストに対応しており、○が20 %、●が40 %の結果を示す(図ではそれぞれ0.2、0.4と表示)。2刺激条件の結果は、両被験者共に、G1の空間周波数・G2の輝度コントラストに関わらず、G2の空間周波数がG1と一致する場合(図の横軸上の矢印)に知覚割合が最大となり、空間周波数の差が大きくなるにつれて割合が減少するという、空間周波数選択性を示している。これは、「交差型ファイ」*タイプの刺激で周波数選択性を見出したWatson(1986)の報告と一致するものである。

一方、図2.9に示す3刺激条件の結果では、2刺激条件とは大きく異なる周波数特性が得られている。この図では、G1・G3間の知覚割合の減少がG2からの抑制の強さを反映するとの仮定に立って、G1・G3間の知覚割合を1から減じた値を左側の縦軸としている(G1・G3間の知覚割合は右側の縦軸参照)。G1・G3の空間周波数が1.0cpdの条件の結果を見ると、G2の空間周波数の上昇とともに知覚割合が直線的に増加している(右側の縦軸参照)。これは、G2の空間周波数がG1・G3と一致する場合には抑制が大きくG1・G3間に運動が知覚される割合が低いが、空間周波数の差が増すにつれて抑制が小さくなり、G1・G3間の運動が知覚されやすくなることを意味している。一方、G1・G3の空間周波数が2.83cpdの条件では、G2の空間周波数の上昇に伴うG1・G3間の知覚割合の増加は緩やかとなり、5.66cpdの条件ではG2の全ての空間周波数で割合は20%程度と低い値を示している。これは、G1・G3の空間周波数が高くなると、その間の運動は低空間周波数のG2によって抑制を受けやすくなることを意味している。言い換えれば、G2による抑制効果は空間周波数に関して非対称であり、G1・G3の空間周波数よりも低い場合には強い抑制を及ぼすが、それよりも高くなると抑制効果が減少すると言える。

以上の結果は運動の知覚割合を指標として得られたものであるが、運動の見かけの強さに対する評定実験でも同様の傾向が得られている。図2.10は被験者数を増やして実施した評定実験の結果であるが、被験者間で多少の変動はあるものの、評定値(大きいほど明確な運動が知覚されていることを意味する)とG2の空間周波数との関係は、2刺激条件の結果は空間周波数選択性を、また3刺激条件の結果は非対称な周波数依存性を示しており、知覚割合を指標とした図2.8、2.9と同様の傾向が見られている。

*左右に並置された2刺激がフレーム間で位置を交替するタイプの刺激。

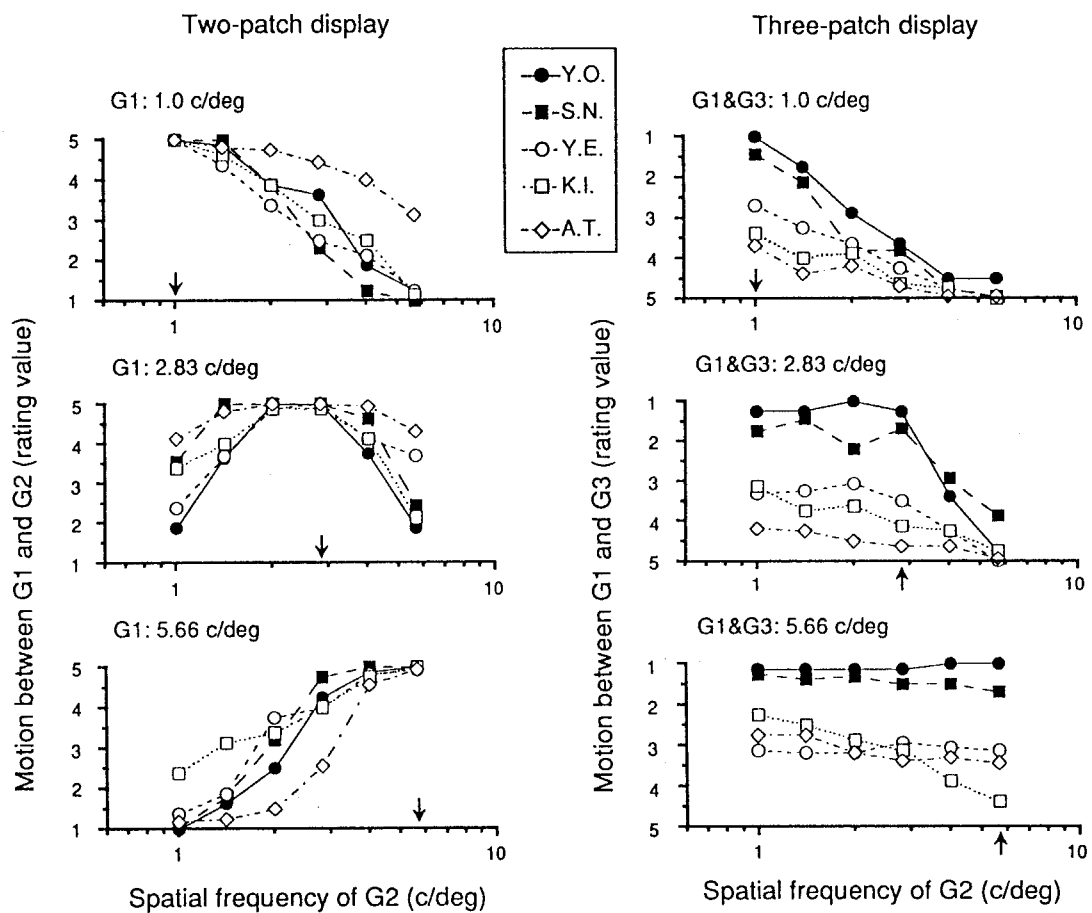


図2.10 評定実験の結果

2刺激・3刺激条件で、G1・G2間またはG1・G3間に知覚される運動の強さの評定を求めた結果を示す。G2の輝度コントラストは20%である。被験者は5名である。評定値が高いほど(最大は5)明確な運動が知覚されることを示す。両条件とも、知覚割合を指標とした図2.8、2.9と同様の傾向が得られている。

2. 3. 2. 2 補足実験

2刺激条件での空間周波数選択性が、異なる空間周波数間には運動情報が生成されないことを意味し、3刺激条件での抑制効果が運動情報間の相互作用を反映しているならば、3刺激条件でG1・G3の空間周波数が高くG2の空間周波数が低い条件では、G1・G2間には運動情報が生成されず、G1・G3間の運動への抑制は生じないはずである。ところが、実際にはG1・G3が5.66cpd、G2が1.0cpdの場合、G1・G3間の運動には強い抑制効果が生じている。このことは、上記の仮定のいずれかあるいはその両方が誤りであることを示している。即ち、2刺激条件では異なる空間周波数間にも運動情報が生成されている、あるいは(かつ)3刺激条件での抑制効果はG1・G2間の運動情報によるものではなく、G2そのものに対する視覚応答によるものである、という可能性が考えられる。

これらの可能性について検討するために、図2.11の刺激布置を用いて補足実験を行った。図2.11(A)、(B)は上述の結果を再確認するための条件で、その結果は図2.12に示すように、同一空間周波数(5.66cpd)のG1・G3のみを提示した場合にはほぼ100%運動が知覚され[図2.12(A)]、G2(1.0cpd)を付加すると知覚割合は低下している[図2.12(B)]。図2.11(C)、(D)はそれぞれ、G2自体に対する持続型応答、過渡型応答がG1・G3間の運動を抑制するという可能性を検討するための条件である。Banta & Breitmeyer (1985)は、線刺激を用いた仮現運動事態で、2刺激の近傍に静止した別の刺激を付加すると、刺激間の運動印象が弱まることを見出し、静止刺激に対する持続型応答が仮現運動知覚を抑制するとした。今回の3刺激条件にあてはめると、G3とともに提示されるG2に対する持続的応答がG1・G3間の運動を抑制することが考えられ、この抑制効果はG2を両フレームに連続提示する[図2.11(C)]ことでさらに大きくなることが予測される。しかし、図2.12(C)に示すように、この刺激布置ではG1・G3間の運動に対する抑制はまったく生じていない。さらに、G1を含むフレームにもう1つの刺激(G4; 1.0 cpd)を付加した図2.11(D)の4刺激条件では、G2に対する過渡型応答は3刺激条件[図2.11(B)]と同一であるにもかかわらず、G1・G3間の運動に対する抑制は消失している[図2.12(D)]。以上の結果から、G1・G3間の運動に対する抑制はG2そのものへの視覚応答によるものではなく、G1・G2間に生成される運動情報に起因するものであると考えられる。

*補足実験でG3を付加した場合の知覚割合は、図2.9の同一周波数条件の結果に比べかなり高くなっている。この原因は明らかではないが、抑制が生じるという点では図2.9と定性的に一致している。

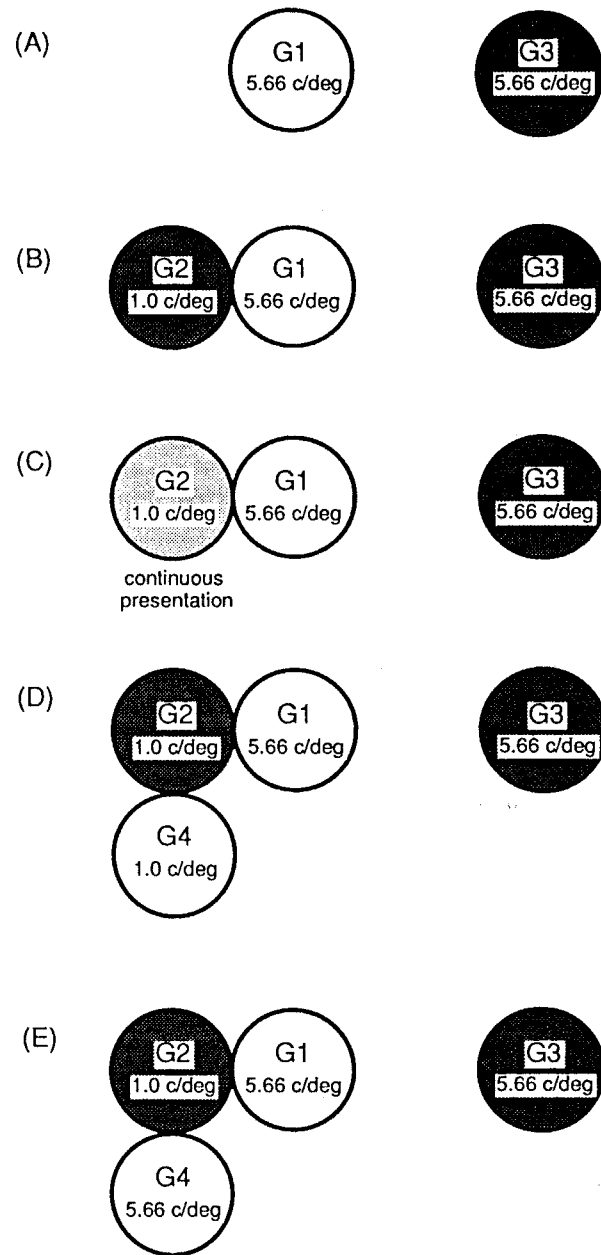


図2.11 補足実験における刺激布置

黒または白で示された円はそれぞれ同一フレームに提示されるパターンを示す。円内の数値は刺激の空間周波数である。(A)、(B)は本実験の2刺激・3刺激条件の結果を再確認するためのものである。(C)では第1・第2フレームにG2(灰色)が持続的に提示される。(D)では、3刺激条件のG1を含むフレームにさらにもう一つの低空間周波数刺激が付加される(G4)。(E)はG4の周波数を高くした条件である。

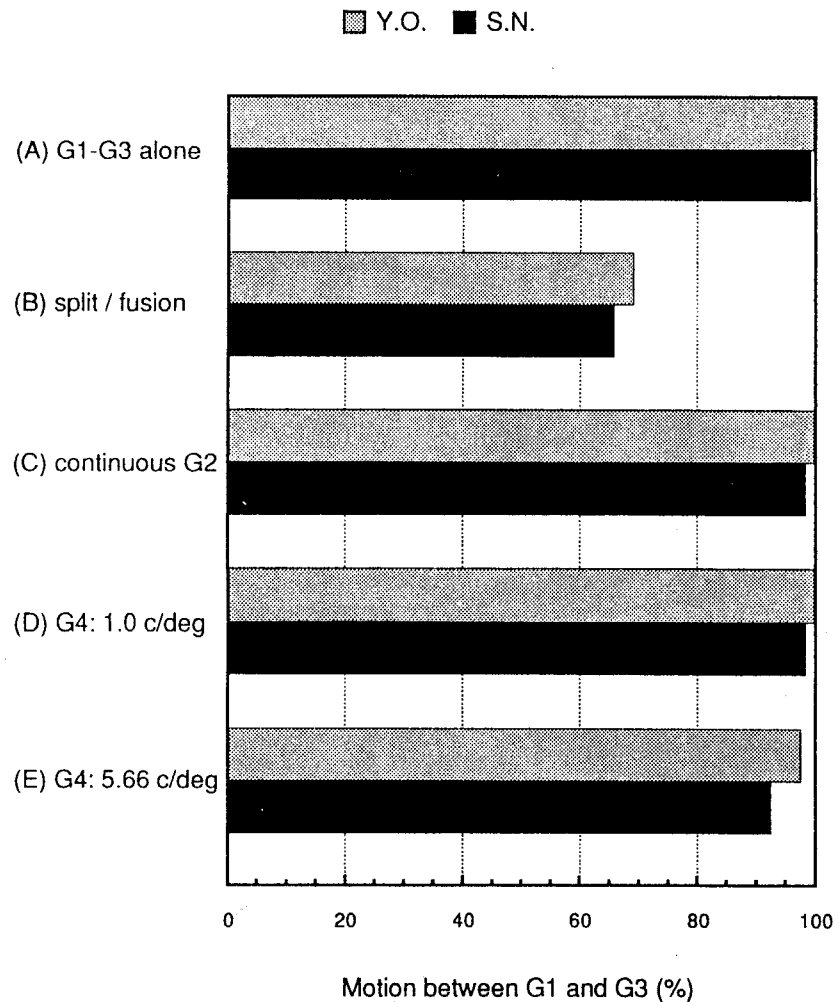


図2.12 補足実験の結果

図2.11(A)-(E)の各条件についてG1・G3間の運動知覚割合を示す。G2を付加しない条件[(A)]では知覚割合は100%であるが、G2を付加すると[(B)]割合は60%-70%に低下しており、本実験と定性的に一致する結果となっている。(C)、(D)ではG2による抑制が全く生じておらず、本実験の3刺激条件の結果がG2自体に対する視覚応答によるものではないことが示されている。(E)でも抑制は生じておらず、空間周波数が大きく異なる刺激間にも運動情報が生成されることを示唆している。

異なる空間周波数間(1.0cpdと5.66cpdなど)の間にも運動情報が生成されると考えると、図2.12(C)、(D)の3刺激・4刺激条件の結果はともに、特徴対応型運動検出器間の抑制的相互作用の枠組みで説明することが可能である。この相互作用は、分裂／融合運動を抑制し、結果として2つのフレームで提示される刺激間に1対1の対応を成立させる(Ullman, 1979)。3刺激条件では、G1・G3間の運動がG1・G2間の運動と競合し抑制を受けて、G1・G2間に対応が成立する。4刺激条件でも3刺激条件同様、G1・G3とG1・G2に競合が生じるが、この条件では同時にG1・G2とG2・G4間にも競合が起こる。その結果、G1・G2間の運動はG2・G4間の運動によって抑制され、G1・G3間の運動に対する抑制が解除される。この考えが妥当であれば、G2とG4の空間周波数が異なってもG1・G3に対する抑制解除が生じると予測されるが、G4を5.66cpdとした条件[図2.11(E)]の結果はこれを支持している[図2.12(E)]。補足実験の結果は空間周波数が大きく異なる刺激間にも運動情報が生成されることを強く示唆している。

2. 3. 3 考察

前項で述べた抑制的相互作用の空間周波数依存性は、低域通過型特性を持ちカットオフ周波数(最大有効周波数)の異なる特徴対応型運動検出器群と、検出器間の抑制的相互作用を仮定したモデルで説明することが可能である。図2.13(A)はそのモデルであるが、まず刺激(G1～G3)が図2.13(B)上段のパネルに示すような周波数感度特性を持つ運動検出器に入力される(図では3種のみを示す)。各運動検出器は下段のパネルに示す低域通過型特性を持つ明暗コントラスト検出器からの出力を受けており、そのカットオフ周波数は運動検出器の応答に寄与する明暗コントラスト検出器の最大カットオフ周波数によって規定される。次に、検出器間に抑制的相互作用が働き、最終的な応答が知覚を決定する。表2.1は、これらの運動検出器が様々な空間周波数刺激に対してどのように応答するかを図式的に示したもので、G1・G2間及びG1・G3間の運動に応答する検出器が周波数の組み合わせ毎に○で表示されている。表の右端の欄は、G1・G2に応答する検出器が少ない程、またG1・G3に応答する検出器が多い程抑制が小さいと仮定して、G1・G3間に運動が知覚される割合をシンボル(●)の大きさで表現したものである。これを見ると、定性的にはあるが、G1・G3が低空間周波数の場合、G2の周波数が高くなるにつれて知覚割合が増加するのに対し、周波数が中程度の場合増加の程

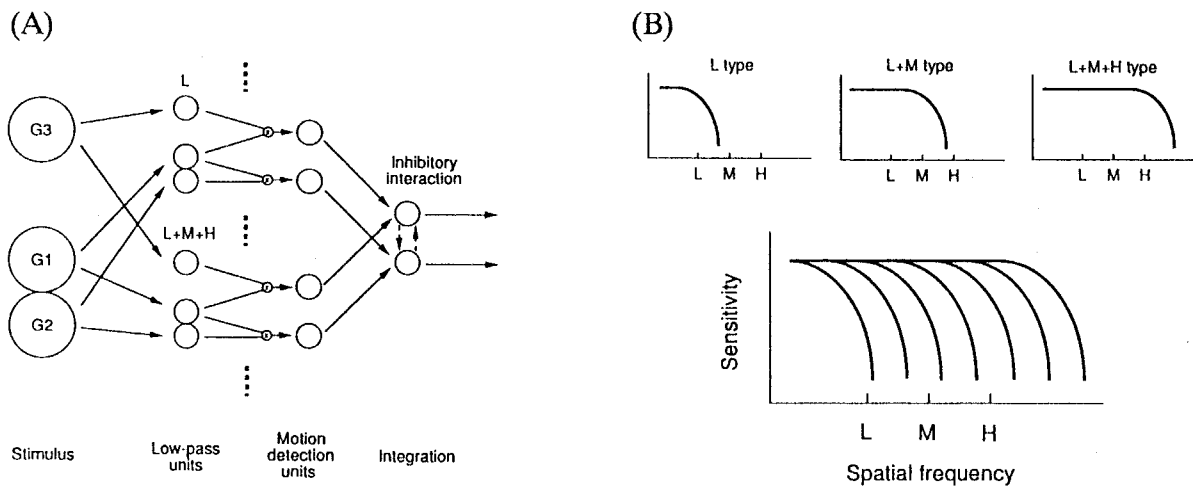


図2.13 特徴対応型運動検出器の相互作用のモデル

刺激(Stimulus; G1~G3)が(B)のパネルに示すような空間周波数感度特性を持つ運動検出器(Motion detection units)に入力される(図では3種のみを示す)。各運動検出器は下段のパネルに示す低域通過型特性を持つ明暗検出器(Low-pass units)からの出力を受けており、運動検出器のカットオフ周波数(L, L+M, L+M+H)は、その応答に寄与する明暗検出器の最大カットオフ周波数によって規定される。次に、検出器間に抑制的相互作用が働き(Integration)、最終的な応答が知覚を決定する。

表2.1 知覚割合に対するモデルの予測

G1・G2間及びG1・G3間の運動に応答する検出器を周波数の組み合わせ毎に○で示す。右端の欄は、G1・G2に応答する検出器が少ない程、またG1・G3に応答する検出器が多い程抑制が小さいと仮定して、G1・G3間に運動が知覚される割合をシンボル(●)の大きさに表現したものである。定性的にはあるが、G1・G3が低空間周波数の場合、G2の周波数が高くなるにつれて知覚割合が増加するのに対し、周波数が中程度の場合増加の程度は減少し、高周波数では増加が見られない、という実験結果が予測されている。

Spatial frequency of			Activity of motion detection unit						Motion perception between G1-G3	
			G1-G2 tuning type			G1-G3 tuning type				
			G2	G1	G3	L	L + M	L + M + H		L
Low	Low		○	○	○		○	○	○	•
Mid.	Low			○	○		○	○	○	•
High	Low				○		○	○	○	●
Low	Mid.			○	○			○	○	•
Mid.	Mid.			○	○			○	○	•
High	Mid.				○			○	○	•
Low	High				○				○	•
Mid.	High				○				○	•
High	High				○				○	•

度は減少し、高周波数では増加が見られない、という実験結果が予測されている。

図2.13のモデルによれば、2刺激条件の知覚割合 vs 空間周波数関数は低域通過型特性を示すことになるが、実際には周波数選択的な帯域通過型特性が得られている(図2.8)。これは、この条件でも検出器間に何らかの相互作用が生じ、特に、空間周波数が低いG2と周波数が中程度もしくは高いG1間の運動に応答する検出器が抑制されることを示唆している。2刺激条件での抑制的相互作用は、実験2-1で検討した、提示時間が長い条件における負のISI領域での運動知覚特性からもその存在が示されている。この点に関連して、図2.8に示す2刺激条件の知覚割合 vs 空間周波数関数に対するG2の輝度コントラストが、G1・G2間の周波数関係によって逆方向の効果を示していることが注目される。即ち、G1に比べG2の空間周波数が高い場合には[図2.8の各パネルで横軸上の矢印の右側の領域]、G2の輝度コントラストが高いほど知覚割合が高くなっている(●が○よりも上に位置している)のに対して、G2の周波数が低い場合には[矢印の左側の領域]、G2の輝度コントラストが高くなると知覚割合は低くなっている(●が○よりも下に位置している)。この傾向は、量的にはあまり大きくはないが、2名の被験者に一貫して見られる。これは、G2の周波数が低い場合、空間周波数の異なる刺激間には、運動情報が生成されるとともに、これを抑制する過程が働くことを示唆する結果である。低域通過型特性を持つ運動検出器の出力にこのような抑制過程が働いた結果が、2刺激条件における空間周波数選択性として現れたのかも知れない。いずれにせよ、ここで得られた結果は、特徴対応型運動検出器の空間周波数特性が、周波数選択性を持つ1次運動検出器の特性とは異なることを示唆するものである。

2. 4 実験2-3：仮現運動知覚における色彩情報の寄与

古典的仮現運動に関与する特徴対応型運動検出器が、色彩情報からの寄与を受けるか否かという問題は、後述のM系・P系と言った視覚系の生理学的機構に関する並列モデルとも関連した重要な問題として近年研究が盛んになって来た。しかし、これまでの研究で得られた結果は、色彩情報が特徴対応型運動検出器の応答に積極的に寄与することを示唆するものから、ほとんど寄与しないことを示唆するものまで多岐にわたっており、明確な結論を得るには至っていない。実験2-3では、往復仮現運動の消失現象を手がかりに、従来の研究結果の不一致が、刺激条件及び測定手続きの相違に起因するものであり、適切な条件を設定すれば、色彩情報の寄与を明確に示すことが可能であることを明らかにする。

2. 4. 1 方法

2. 4. 1. 1 装置と刺激

装置は実験2-1用いたものと同一である。刺激の空間布置を図2.14に示す。刺激はランダムドットから構成される正方形で、同一のテクスチャで構成される背景上に提示された。各ドットは一辺0.07 degreesの正方形であり、その輝度は画面全体の平均値から50 %高いか、あるいは50 %低い値に設定された。従って、輝度が高いドットと低いドット間で定義されるMichelson contrast

$$\frac{[L_{\text{light}} - L_{\text{dark}}]}{[L_{\text{light}} + L_{\text{dark}}]} \times 100$$

は50 %である。刺激(正方形)の大きさは1.33degreesで、画面中央から左右1.5degreesの位置に提示された。画面中央の下方0.67 degreesの位置に凝視点を常時提示した。背景は赤色[CIE色度座標値(x,y)=(0.620, 0.347)]であり、平均輝度は14 cd/m²とした。刺激の色彩は、同色条件では赤色、異色条件では緑色[CIE色度座標値(x,y)=(0.315, 0.589)]とした。刺激の平均輝度は6~28cd/m²の範囲で変化させた。

2. 4. 1. 2 手続き

被験者は暗室内で86cmの距離から右単眼で刺激を観察した。実験セッションは、暗順応6分、背景と同一の色彩・平均輝度(14cd/m²)の一樣画面への明順応6分の後開始さ

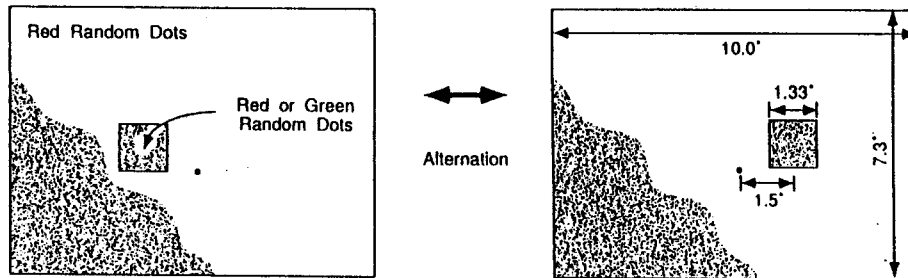


図2.14 実験2-3における刺激の空間布置

各ドットの輝度は平均値 $\pm 50\%$ とし、背景ドットパターンの平均輝度は 14cd/m^2 とした。刺激ドットパターンの平均輝度は $6\sim 28\text{cd/m}^2$ の範囲で変化させた。刺激・背景間の輝度コントラストは、 $[(\text{刺激の平均輝度}-\text{背景の平均輝度})/\text{背景の平均輝度}] \times 100 (\%)$ で定義した。往復運動の時間周波数は被験者ごとに調整した。刺激提示開始後30sec以内に運動が消失しない場合は、TTBを30secとし、測定を打ち切った。

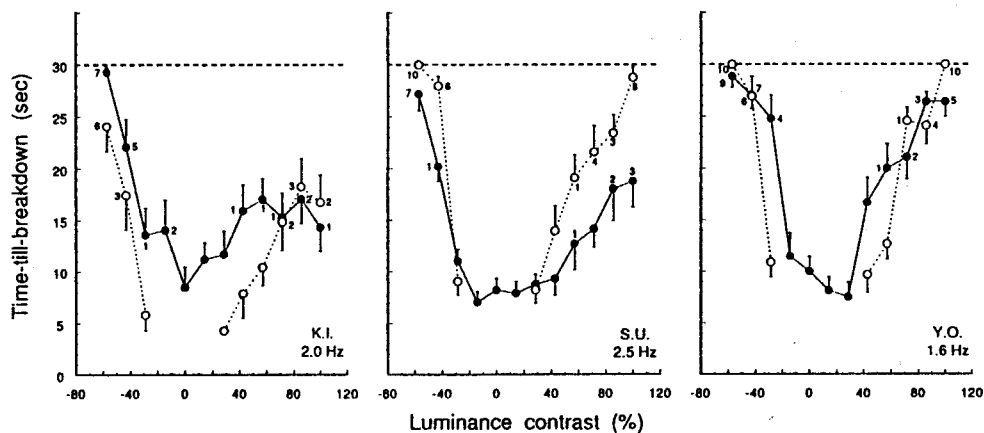


図2.15 TTB vs 輝度コントラスト関数

同色条件(○)と異色条件(●)について、TTBを刺激・背景間の輝度コントラストの関数としてプロットした。各データ点は10試行の平均値、エラーバーは1SEである。データ点に付された数値は運動の消失が30sec以内に生じなかった試行数を示す。各パネル右下の数値(Hz)は、往復運動の時間周波数である。50%以上の試行で運動の知覚が生じなかった条件についてはデータ点を表示していない。

れた。被験者は反応スイッチ(SW-1)を押し下げることにより試行を開始した。各試行では、ランダムドットの背景上で2つの刺激をISI=0 msecで交互に提示し、刺激位置の交替と同期して背景のコントラストを反転させた。このような刺激状況では、観察当初は刺激間に往復仮現運動が知覚されるが、観察を続けると運動が消失し、2つの刺激がそれぞれの位置で点滅するフリッカー知覚に変化する場合がある(Kolers, 1964; Tyler, 1973; Anstis, Giasch & Cogan, 1985; Finlay & von Grunau, 1987)。被験者は、往復仮現運動が知覚されている間は反応スイッチ(SW-1)を押し下げたままにし、仮現運動が消失した時点でできるだけ速くスイッチを放すよう求められた。刺激提示開始から仮現運動消失までの時間(TTB: Time-Till-Breakdown)を16.7 msecの精度で測定した。また、観察当初から運動がまったく知覚されない場合、被験者は反応スイッチ(SW-1)を放した後、他のスイッチ(SW-2)を押すよう求められた。各試行での刺激提示は被験者の反応と同時に終了し、一様画面が再度提示された。運動の消失が30sec以内に生じない場合には、当該試行を打ち切り、TTBを30 secとして処理した。試行間間隔は10 secとした。刺激の輝度と最初の運動方向(第1刺激の位置)は試行間でランダムに変化させた。各実験セッションでは、刺激の輝度と最初の運動方向の組み合わせ毎に1試行、合計24試行を行い、同色・異色条件毎に5セッションを実施した。

2. 4. 1. 3 被験者

被験者はYOと他の2名(KI, SU)である。YOは裸眼正常視、KIとSUは矯正視である。

2. 4. 2 結果

2. 4. 2. 1 同色・異色条件におけるTTBの輝度コントラスト依存性

3名の被験者の結果を図2.15に示す。各パネルの縦軸はTTB、横軸は

$$[(ML_{\text{stimulus}} - ML_{\text{background}}) / ML_{\text{background}}] \times 100$$

で定義される刺激・背景間の輝度コントラストである。ただし、MLは平均輝度を示す。被験者のイニシャルの下に示した数値は、刺激の交替頻度(予備実験で被験者毎に設定)を時間周波数で表示したものである。各シンボル(○、●)は、それぞれ同色条件と異色条件でのTTBの平均値であり、エラーバーは1SEを示している。また、破線は測定の上限(30 sec)を、データ点に付された数値は測定時間内に運動の消失が生じなかった試行

数(最大10回)を示している。数値の付されていない条件では、すべての試行で測定時間内に消失が生じている。なお、50 %以上の試行で観察当初から運動がまったく観察されなかった条件についてはデータ点を表示していない。

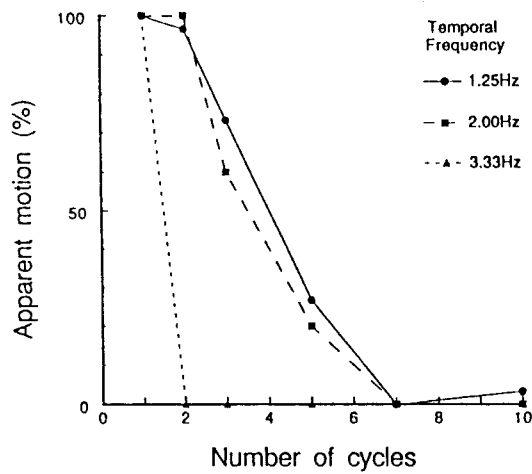
図2.15の結果では、同色・異色条件ともにTTBは輝度コントラスト(の絶対値)の減少と共に小さくなっており、往復仮現運動消失現象が刺激・背景間の輝度コントラストに大きく依存することが明らかである。同色条件の等輝度近傍のコントラスト領域(データ点が示されていない領域)では、50 %以上の試行で観察当初から仮現運動の知覚が成立していないが、これは2つの刺激自体が背景から知覚的に分離できないか、または分離可能であっても両者の間に運動が見えないことを意味している。これに対し、異色条件の結果は、等輝度近傍でも刺激を背景から分離することは容易であり、かつTTBは減少するものの明確な運動が7~14 secの間持続することを示している。

2. 4. 2. 2 補足実験：提示サイクル数・距離・順応の効果

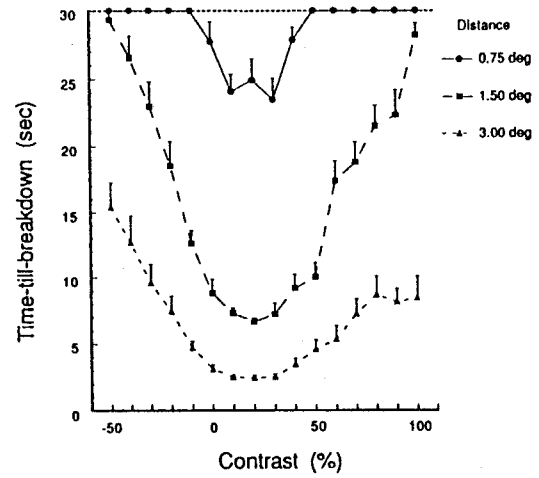
異色条件における運動消失の特性をさらに検討するため、1名の被験者(YO)について類似の刺激布置を用いて補足実験を行った(実験の詳細は図2.16の説明を参照)。図2.16(a)は、往復運動の時間周波数を変化させ、等輝度近傍での消失現象の時間経過をより詳細に測定した結果である。時間周波数の増加に伴い、消失までの往復サイクル数は減少するが、2Hz以下では2サイクルまで、3.33Hzでも1サイクルの間はほぼ100%運動が知覚されている。図2.16(b)は、刺激間の距離を操作した実験の結果であるが、距離の減少とともに全ての輝度コントラスト領域でTTBが増大し、0.75 degrees条件では等輝度近傍でも運動が25secもの間持続することが示されている。

図2.16(c)に結果を示した順応実験では、被験者は予め静止刺激(2つの刺激が持続的に提示される)、フリッカー刺激(2つの刺激が同期して点滅する)、運動刺激(TTB測定と同じ刺激)のいずれかに順応した後で、通常のTTB測定を行った。刺激は等輝度近傍(輝度コントラスト $\pm 20\%$)に設定され、順応刺激提示時間の総和は、当該輝度コントラスト条件で順応がない場合のTTBの1/2となるよう設定された。図2.16(c)は3つの順応条件毎に、順応がない場合を基準として、順応がある場合のTTBの割合を示したものである。運動条件は、順応なしでのTTB測定のほぼ中間時点から計測を開始する事態であり、この条件で50%程度の割合が得られていることは実験手続きの妥当性を示している。図

(a)



(b)



(c)

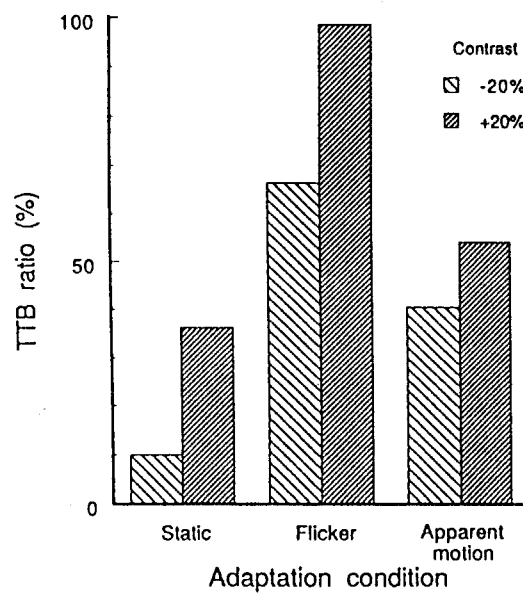


図2.16 TTBに対する提示サイクル数、距離、順応の効果

この実験では、一様な(ランダムドットパターンではない)赤色背景(20 cd/m^2)上の緑色四角形(1辺 0.5 degrees)を刺激として用いた。刺激の中心間距離は 3 degrees である。パネル(a)は、シンボルで示す3種の異なる時間周波数条件について、等輝度近傍(コントラスト $+20\%$)における運動知覚割合を提示サイクル数の関数として示したものである。また、パネル(b)はTTB vs 輝度コントラスト関数を、シンボルで示すパターン間の距離をパラメータとして測定した結果である。パネル(c)は、等輝度近傍(コントラスト $\pm 20\%$)におけるTTBを、静止(Static)、フリッカー(Flicker)、運動(Apparent motion)刺激に順応した状態で測定した結果で、順応なしの場合のTTBに対する割合を示している。順応によるTTBの減少がない場合、値は 100% となる。

2.16(c)の結果では、運動検出過程に順応効果を及ぼさないと考えられる静止条件でTTBが大きく減少している点が注目される。明暗刺激を用いたAnstis *et al.* (1985)では静止刺激に順応することによってTTBはほとんど影響を受けないことから、各刺激提示位置における局所的順応の効果はないとされた。これに対し、赤色背景上に提示されるほぼ等輝度の静止緑色刺激に順応した後では、刺激位置に明瞭な補色残像が観察され、TTB測定事態においては、各位置で刺激の色彩が変化するフリッカー知覚が優勢となる。順応刺激が間欠的に提示されるフリッカー条件では、静止条件に比べてTTBの減少はかなり小さいか、あるいはほとんど減少していない。フリッカー条件の結果は刺激位置での局所的色順応が比較的速く回復することを示すものと考えられる。

2. 4. 3 考察

霊長類の視覚系に関する神経生理学的研究は、網膜神経節細胞の段階で既に輝度情報と色彩情報が分離されており、2種の情報を伝える経路は脳高次視覚野に至るまで比較的独立性を保っていることを明らかにしてきた(van Essen, 1985; Hubel & Livingstone, 1987; Albright, 1993; Zeki, 1993)。このうち、M系(Magnocellular pathway)は、 P_{α} (またはM)型網膜神経節細胞に端を発し、外側膝状体の大細胞層(Magnocellular layer)を経て、V1野 $4C_{\alpha}$ 層からMT野、MST野へと至る。P系(Parvocellular pathway)は P_{β} 型網膜神経節細胞に端を発し、外側膝状体の小細胞層(Parvocellular layer)を経て、V1野 $4C_{\beta} \cdot 4A$ 層からV4野へと至る。外側膝状体のM細胞は、P細胞に比べて信号伝達速度が速く、過渡的応答を示し、受容野サイズが大きく、輝度コントラスト感度が高く、色選択性を示さない、などの特徴を持っている。これに対し、P細胞は、信号伝達速度が遅く、持続的応答を示し、受容野サイズが小さく、色選択性を示すなど、M細胞とは逆の特性を持っている。このような特性から、M系は主に輝度情報に基づく運動視機能や空間視機能に、P系は色彩視や静止した対象の形態視機能に関与するとされている。

M系とP系がそれぞれ輝度情報に基づいた運動視機能と色彩視機能を媒介し、両者が独立の処理系であれば、色彩のみによって定義された刺激に対しては運動の知覚が生じないことが予測されるが、Livingstone & Hubel (1987)は古典的仮現運動事態で個々のパターンの輝度を調整するとパターン間の往復運動が完全に消失することを見出し、この予測を支持する結果であると主張している。これに対し、Ramachandran & Gregory

(1978)、Cavanagh, Boeglin & Favreau (1985)、Cavanagh *et al.* (1989)らは同じく古典的仮現運動事態で等輝度刺激でも運動が知覚されることを見出しており、Livingstone & Hubel (1987)とは矛盾する結果となっている。等輝度刺激に対して運動知覚が成立するとする研究のうち、パターン間の距離を操作したCavanagh *et al.* (1989)に注目すると、彼らの実験では刺激位置(網膜偏心度)毎の、また2つのパターン毎の個別の等輝度設定が行われておらず、パターンの位置を固定し各パターンについて輝度調整を行ったLivingstone & Hubel (1987)とは異なり、残存する輝度情報によって運動が生じた可能性があると考えられる。

しかしここでLivingstone & Hubel (1987)とCavanagh *et al.* (1989)の実験における測定手続きを詳細に検討すると、これら2つの研究における不一致が、等輝度設定とは別の要因による可能性が生じてくる。今回の同色条件や従来の研究(Kolers, 1964; Tyler, 1973; Anstis *et al.*, 1985; Finlay & von Grunau, 1987)から、刺激・背景間に明確な輝度差がある場合でも、ある程度の時間観察を続ければ往復仮現運動が消失することは明らかである。この往復仮現運動消失の観点からそれぞれの実験事態を検討すると、Livingstone & Hubel(1987)ではパターン間に運動が知覚される距離で繰り返し刺激が提示され、その間に輝度調整が行われているのに対し、Cavanagh *et al.* (1989)ではまず等輝度刺激が運動知覚の生じない大きな距離で提示され、その距離を次第に小さくし、はじめて運動が知覚される距離が測定されている。従って、Livingstone & Hubelの実験事態では、被験者は等輝度近傍の往復運動を繰り返し観察することになり、極端な場合、輝度調整をしなくてもある程度の時間刺激を観察すれば運動知覚が消失すると考えられる。これに対し、Cavanagh *et al.* (1989)では運動が知覚されると直ちに測定が終了しており、往復運動消失の効果はないと考えられる。実験2-3で示した往復運動消失現象の輝度コントラスト・時間周波数・距離依存性と、Livingstone & Hubel(1987)で用いられた刺激条件(パターン間の距離3~4degrees、時間周波数1~3Hz)を考慮すると、彼らの実験の等輝度近傍では、往復運動消失現象のみによって、たかだか5~10sec程度で運動知覚が消失すると考えられる。輝度調整にこの程度の時間を要することは十分あり得ることを考えると、Livingstone & Hubel (1987)で得られた運動の消失は、色彩情報が運動知覚に寄与しないことを示すものではなく、彼らの刺激提示法と測定手続きが往復仮現運動全般に見られる消失現象を引き起こしていたためである可能性が高い。

さらに、順応実験では運動検出過程に順応効果を及ぼさないと考えられる静止条件でTTBが大きく減少するという結果が得られているが、これはTTBが等輝度近傍で小さくなるのは、局所的色順応などによって運動知覚が阻害されるためであって、必ずしも運動知覚に対する色彩情報の寄与が小さいためではないことを示唆するものとも考えられる。2.4.2.2で指摘した補色残像と運動の消失が単なる随伴現象に過ぎないのか、あるいは前者が後者の原因となっているのかについてはさらに検討が必要であるが、実験2-3の結果は、色彩情報が明らかに運動知覚に寄与することを示しており、これを否定する主張の根拠とされる実験結果が、刺激提示法や測定手続き、あるいは色残像などの要因によってもたらされた可能性があることを示唆している。運動視機構とM系との関係を検討した神経生理学的研究でも、通常 of 測定手続きで色選択性を示さないMT野の細胞が、等輝度刺激に対して方向選択性を示すことが指摘されている (Charles & Logothetis, 1989; Saito, Tanaka, Isono, Yasuda & Mikami, 1989; Dobkins & Albright, 1994)。現時点では、特徴対応型運動検出器は輝度情報だけでなく色彩情報もまた利用していると考えるのが妥当である。

2. 5 まとめ

第2章では、特徴対応型運動検出器の構造を明確にすることを目的として、まず、2つの刺激間に見られる古典的仮現運動の時空間特性と明暗コントラスト特性を、明暗コントラスト検出過程を構成する過渡型・持続型チャンネルの観点から解析した。その結果、特徴対応型運動検出器は両チャンネルから寄与を受けており、両者の相対的寄与は提示時間・時間間隔・空間周波数などの刺激特性に応じて組織的に変化することが明らかとなった。次に、3刺激による分裂／融合運動事態における抑制的相互作用の空間周波数特性を解析した。その結果、特徴対応型運動検出器間に働く抑制的相互作用は低空間周波数領域で優勢となる周波数非対称的な特性を示すが、これは特徴対応型運動検出器がカットオフ周波数の異なる複数の低域通過型特性を持った明暗コントラスト検出器から入力を受けていると仮定するモデルで説明可能であることが明らかとなった。これらの結果は、明暗コントラスト検出という下位過程の特性との関係で解析することによって、特徴対応型運動検出器の構造を解明することが可能であることを示すだけでなく、この検出器の特性自体が1次・2次運動検出器とは異なることを示唆するものである。

明暗刺激及び色彩刺激を用いた往復仮現運動消失現象についての解析では、特徴対応型運動検出器が、明暗情報だけでなく色彩情報からも運動を検出することができることが明らかとなった。ここで得られた結果は、色彩情報の寄与を否定する主張の根拠とされる実験結果が、刺激提示法や測定手続きの要因によってもたらされた可能性があることを示している。

第2章で得られた結果は、その柔軟性の故に構造が不明確であった特徴対応型運動検出器についても、1次・2次運動検出器と同様、明暗・色彩コントラスト検出などの下位過程と運動検出過程を包括したモデル構築が可能であることを示唆するとともに、モデル構築のための基礎的知見を提供するものである。

第3章 1次元運動の同化現象の解析

3. 1 序論

運動検出器間の抑制的相互作用に関して、第1章で述べたWilsonらのplaid運動の研究が成果を挙げた理由の1つは、従来の研究によって確立された1次・2次運動の検出過程に関する知見に基づいて、検出器間の相互作用を解析した点にある。即ち、まずplaid刺激の要素パターンに対する下位の運動検出器の応答を定量的に記述することによって、はじめて抑制的相互作用の詳細を明らかにすることが可能となったと言える。このような認識に立って、第3章では、正弦波刺激を用いて運動の同化における輝度コントラスト・位相差特性を定量的に測定し、1次運動の検出過程と促進的相互作用の過程を包括したモデルの構築を試みる。

3. 2 実験3-1：同化の輝度コントラスト・位相特性

図3.1に示す刺激布置を用いて2フレーム仮現運動事態で中央の正弦波格子パターン(テスト刺激)を水平方向に移動させ、上下の格子パターン(誘導刺激)を静止させておく。この状態でテスト刺激の移動距離を位相差で90deg近傍に設定すると、移動方向への明確な運動が知覚されるが、位相差を180deg(位相反転)近傍に設定すると、テスト刺激の見かけの運動方向は曖昧となり、右または左に動いて見える割合がほぼ等しくなる。また、両方向への分裂運動が観察される場合もある。これに対し、テスト刺激を位相反転させると同時に誘導刺激を右または左に(例えば位相差90degで)移動させると、テスト刺激はほとんど常に誘導刺激と同方向に動いて見える。この現象は、それ自体では明確な運動情報を持たない(位相差180deg近傍の)テスト刺激が、明確な運動情報を持つ(位相差90degの)誘導刺激によって同化されることを示すものである。

図3.1の刺激は、運動情報の相互作用を1次運動検出器の応答と関係づける上で次の利点を持っている。運動エネルギーモデル(Adelson & Bergen, 1985)によれば、正弦波格子を用いた2フレーム事態での1次運動検出器の応答 R は次式によって記述できる。

$$R = C_1 C_2 \sin(\phi) \quad (3.1)$$

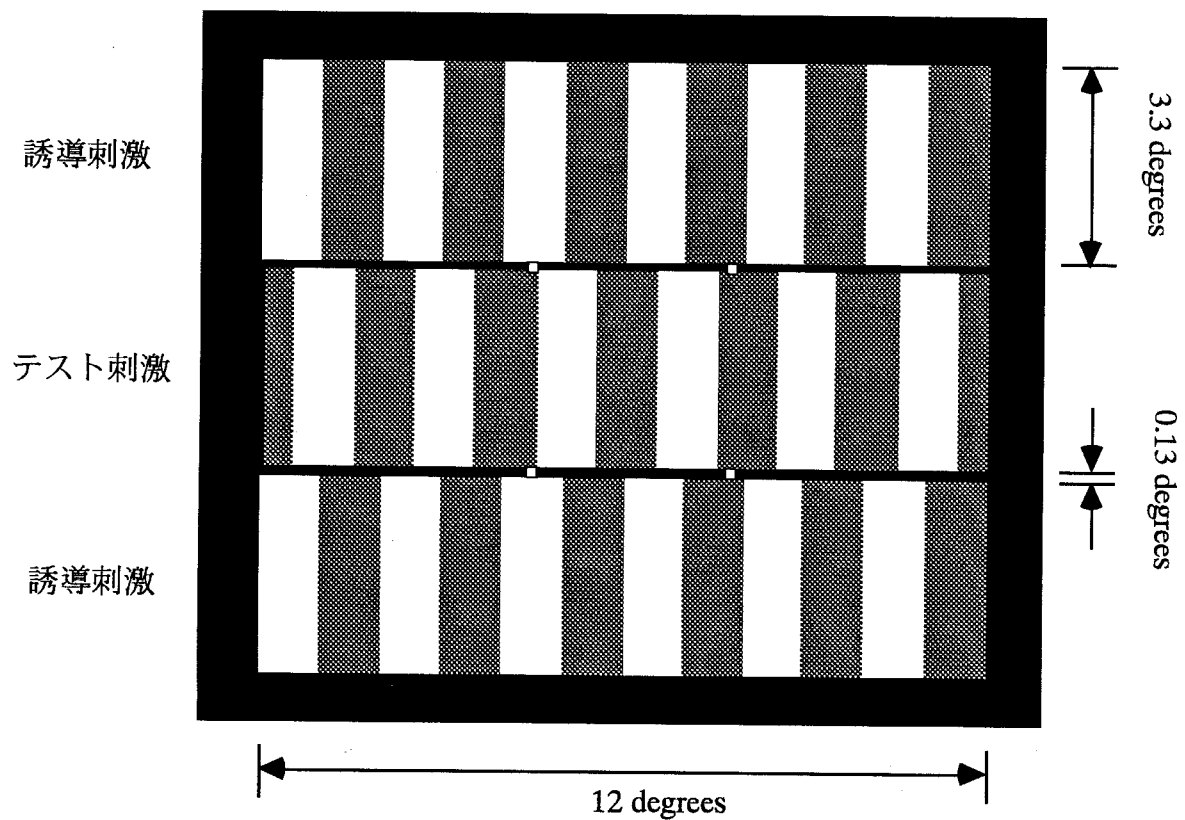


図3.1 実験3-1における刺激の空間布置

刺激は縦3.3degrees×横12degreesの3つの領域に提示される縦横正弦波格子パターンで、領域間間隔は0.13degreesである。刺激の空間周波数は1.1cpdである。刺激提示領域の平均輝度は77cd/m²、その他の領域は暗黒(0.7cdm²)とした。凝視用視標として、赤色の小光点(17cd/m²、一辺0.13degreesの四角形)を画面中央を中心とする一辺3.3degreesの仮想正方形の角の位置に提示した。

ここで、 C_1 、 C_2 は各フレームの正弦波格子の輝度コントラスト、 ϕ はパターンのフレーム間での位相差である。スカラー運動センサーモデル(Watson & Ahumada, 1985)、精緻化Reichardt型検出器(van Santen & Sperling, 1985)などにおいても、1次運動検出器の応答は刺激の輝度コントラストと位相差の2つの要因で規定されるとしている。従って、テスト刺激及び誘導刺激のそれぞれについて、これら2要因を組織的に変化させ同化効果を測定することによって、検出器間の相互作用と検出器応答との関係を解析することが可能となる。実験3-1では、テスト刺激に対する知覚的運動方向の割合を位相差の関数として測定し、この関数の位相差軸での移動量を同化の大きさとして定量化する。そして同化の大きさが、テスト・誘導刺激の輝度コントラスト及び誘導刺激の位相差によってどのように変化するかを測定し、相互作用の特性を明らかにする。これにより得られた結果に基づいて、1次運動検出器の応答強度と同化の大きさとの関係を説明するモデルを構築する。

3. 2. 1 方法

3. 2. 1. 1 刺激と装置

刺激はRGB各12bitの輝度諧調を有する画像システム(Venus model1020: Neuroscientific 社製)を用いて作成し、フレーム周波数90HzのカラーCRT(Mitsubishi HL6615)上に提示した。輝度のガンマ補正にはシステム内蔵のlookup tableを使用した。刺激の空間配置を図3.1に示す。刺激は縦3.3degrees×横12degreesの3つの領域に提示される縦縞正弦波格子パターンで、領域間間隔は0.13degreesである。刺激の空間周波数は1.1cpdとし、輝度コントラストは検出閾の2倍から64倍の範囲で変化させた(3.2.2項参照)。刺激提示領域の平均輝度は77cd/m²、その他の領域は暗黒(0.7cdm²)とした。凝視用視標として、赤色の小光点(17cd/m²、一辺0.13degreesの四角形)を画面中央を中心とする一辺3.3degreesの仮想正方形の角の位置に提示し、被験者には仮想正方形の中央を凝視するよう教示した。

3. 2. 1. 2 手続き

被験者は暗室内で67cmの距離から右単眼で刺激を観察した。実験セッションは、暗順応3分、平均輝度(77cd/m²)の一樣画面への明順応3分の後開始された。各試行では、

中央の領域にテスト刺激を、上下の領域に誘導刺激を、それぞれ2フレーム仮現運動状態で提示し、テスト刺激の運動方向判断(左右)を強制2肢選択法により求めた。各フレームの提示時間は200msec、ISIは0msecである。パターンの移動方向と距離は、右方向を正として、第1フレームと第2フレームのパターンの位相差で定義した。テスト刺激の位相差(ϕ)は90degから270degまでの範囲で10degステップで変化させた。誘導刺激の位相差(ϕ)は、輝度コントラスト特性の測定では90degと270degに固定し、位相特性の測定では90degから270degまでの範囲で変化させた。テストまたは誘導刺激を単独で提示する予備的観察を行い、位相差90degの場合には明確な右方向への運動が、位相差270degの場合には明確な左方向への運動が知覚されることを確認した。各セッションでは、テスト・誘導刺激の位相差、及び第1フレームのパターンと画面中央との相対位置を試行間でランダムに変化させ、テスト・誘導刺激の位相差毎に10回、合計380回の試行を行った。また、テスト・誘導刺激の輝度コントラストはセッション間で変化させた。さらに、統制条件として、テスト刺激のみを提示する(誘導刺激の輝度コントラスト0%)場合についても測定を行った。

3. 2. 1. 3 被験者

被験者はYOと他の2名(KI, NI)である。このうちNIは実験の目的を知らされていなかった。YOとKIは全条件について測定を行い、NIは一部の条件について測定を行った。YOとNIは裸眼正常視、KIはコンタクトレンズによる矯正視である。

3. 2. 2 結果

本実験に先立ち、全条件に参加した被験者(YO, KI)について、中央及び上下の領域に提示される正弦波格子パターンに対する輝度コントラスト検出閾を測定した。測定は恒常法で時間的2肢強制選択(two-interval forced choice)の手続きを用いた。刺激提示時間は200msecである。まず、異なる輝度コントラストレベルについて各100回の試行を行い正答率を求めた。次に、Weibull関数を用いて最尤推定法(Watson, 1979)によるデータのフィッティングを行い、検出閾として75%正答となる輝度コントラスト値を推定した。中央の領域に提示される正弦波格子の検出閾コントラストはYOで0.63%、KIで0.81%であった。ただし、輝度コントラストは次式で定義される。

$$\text{Contrast} = [(L_{\max} - L_{\min}) / (L_{\max} + L_{\min})] * 100$$

ここで L_{\max} はパターンの最大輝度、 L_{\min} は最小輝度である。上下の領域に提示されるパターンの検出閾コントラストはYOで0.80%、KIで1.0%であった。さらに、本実験では中央の領域に提示されるテスト刺激が上下の領域の誘導刺激と同時に提示されるため、検出閾上の誘導刺激によってテスト刺激に対する閾値上昇(感度低下)が見られるかどうかについても検討した。上下の領域に検出閾上16倍の輝度コントラストのパターンを提示した状態で測定された中央のパターンに対する閾値は、YOで0.63%、KIで0.89%であり、単独提示の場合とほとんど同一であった。以下の実験では、テスト刺激の輝度コントラストの単位として、上下に正弦波格子パターンを付加した状態で得られた値を用いた。

3. 2. 2. 1 輝度コントラスト特性

誘導刺激の輝度コントラストの効果：運動の同化に対する誘導刺激の輝度コントラストの効果を検討するために、コントラストを検出閾上2倍から64倍までの範囲で変化させて、テスト刺激に対する「左」反応の割合を位相差(ϕ)の関数として測定した。以下ではこれを P_{left} vs ϕ 関数と呼ぶ。テスト刺激の輝度コントラストは検出閾上8倍に固定した。誘導刺激の位相差(ϕ)は90degと270degの2種である。

図3.2は2名の被験者(YO、KI)について、誘導刺激の輝度コントラストを検出閾上4倍、及び16倍とした場合の P_{left} vs ϕ 関数を示したものである。図の左のパネルはYOの、右のパネルはKIの結果である。また、上のパネルは誘導刺激の輝度コントラストが検出閾上4倍、下のパネルは検出閾上16倍の結果である。各パネルの●は位相差90degの(右方向に動いて見える)誘導刺激を付加した場合の、○は位相差270degの(左方向に動いて見える)誘導刺激を付加した場合のデータを示す。また、▲は統制条件のデータである。各データ点は最小20回の試行に基づく結果である。実線と破線で示された曲線は後述の式(3.2)による近似関数である。

各パネルに示した3つの関数は、いずれも ϕ の増大に伴い「左」反応の割合が増加するS字型の形状を示しているが、関数の横軸上の位置は誘導刺激の有無・運動方向によって大きく変化している。右方向に運動する誘導刺激を付加した場合、 P_{left} vs ϕ 関数は統制条件と比較して右方向に移動し、逆に左方向に運動する誘導刺激を付加した場合、

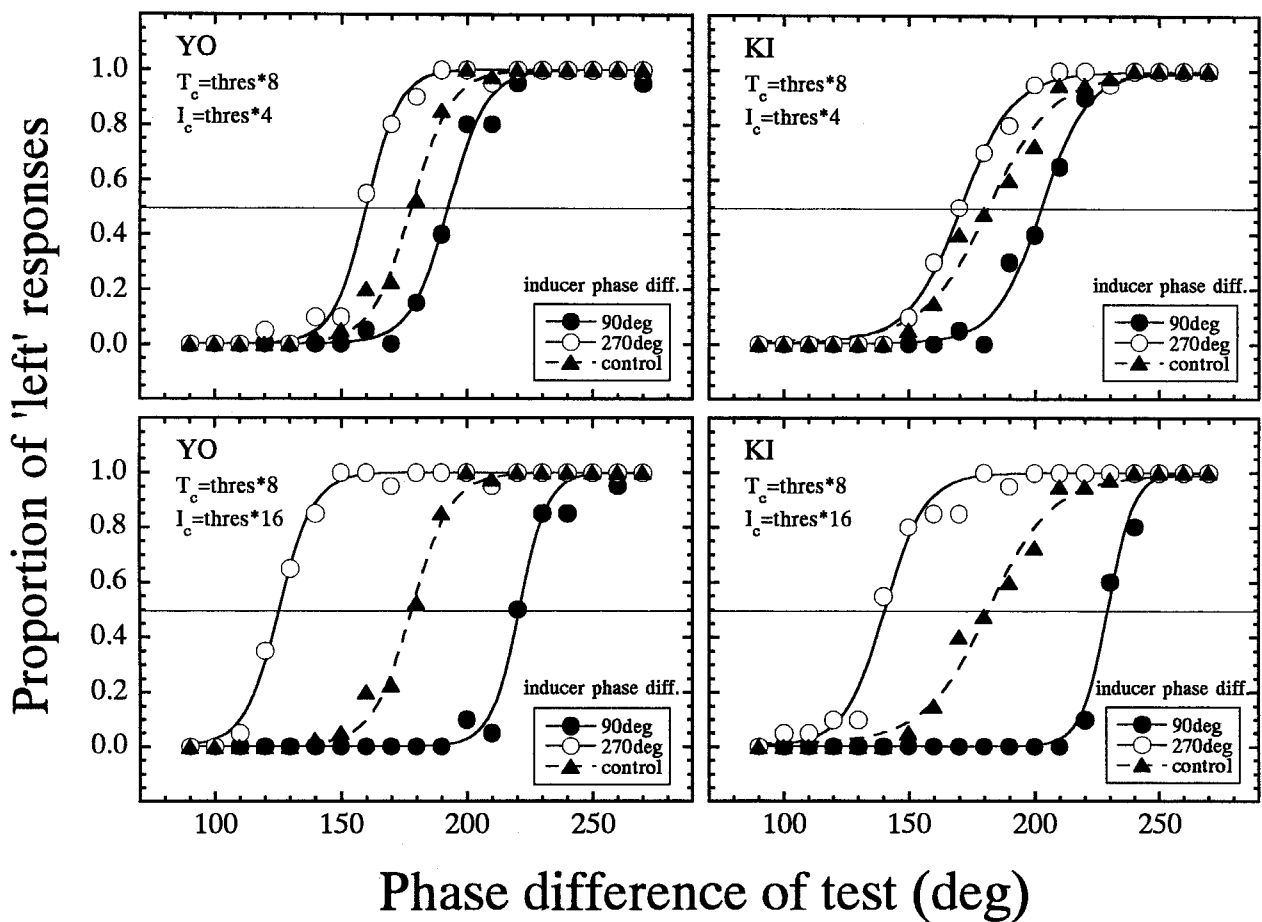


図3.2 P_{left} vs ϕ 関数の結果例

2名の被験者(YO、KI)について、誘導刺激の輝度コントラストを検出閾上4倍(上のパネル)、及び16倍(下のパネル)とした場合の P_{left} vs ϕ 関数を示した。図の左のパネルはYOの、右のパネルはKIの結果である。各パネルの●は位相差90degの(右方向に動いて見える)誘導刺激を付加した場合の、○は位相差270degの(左方向に動いて見える)誘導刺激を付加した場合のデータを示す。また、▲は統制条件のデータである。各データ点は最小20回の試行に基づく結果である。実線と破線で示された曲線は式(3.2)による近似関数である。

P_{left} vs ϕ_i 関数は左方向に移動している。誘導刺激の輝度コントラストが検出閾上4倍の結果に注目すると、統制条件では両被験者ともに ϕ_i が180deg近傍で「左」反応の割合がほぼ0.5となりテスト刺激の運動方向が曖昧になっているのに対し、右方向に運動する誘導刺激を付加すると「左」反応の割合は0.1以下となり、左方向に運動する誘導刺激を付加すると0.7以上となっている。 ϕ_i が180deg近傍以外の領域(120degから240deg程度の範囲)でも、「左」反応の割合は右方向に運動する誘導刺激を付加すると減少し、左方向に運動する誘導刺激を付加すると増加しており、これが P_{left} vs ϕ_i 関数の移動となって現れている。従って、この関数の移動は、テスト刺激がその近傍に付加された誘導刺激と同方向に動いて見える、即ち運動の同化が生じていることを示すものである。誘導刺激の輝度コントラストが検出閾上16倍の場合には同化の効果はさらに大きくなっており、 ϕ_i が180deg近傍では誘導刺激を付加することによってテスト刺激の運動の曖昧さが完全に消失し(「左」反応の割合が0または1となり)、全試行でテスト刺激が誘導刺激と同方向に動いて見えることが示されている。

同化における誘導刺激の輝度コントラストの効果を定量化するために、各輝度コントラスト毎に実験的に得られた P_{left} vs ϕ_i 関数を次式により近似し、2つのパラメータ α 、 β の値を推定した。

$$P_{left} = 1/[1 + \exp\{-\alpha \cdot \sin(\phi_i - \beta)\}] \quad (3.2)$$

ただし、 α と β はそれぞれ最小自乗法により求められた P_{left} vs ϕ_i 関数の傾き、及び反応均衡点(Uncertainty point; $P_{left}=0.5$ となる ϕ_i の値)に対応するパラメータである。図3.2に示す結果をはじめとして、誘導刺激の全ての輝度コントラスト・位相差条件で統計的な基準を満足する近似が得られた(χ^2 test; $p < 0.05$)。

図3.3は、2名の被験者について、反応均衡点と傾きを誘導刺激の輝度コントラスト(単位はコントラスト検出閾)の関数としてプロットしたものである。○及び●は右方向に動く誘導刺激を付加した場合の結果、□及び■は左方向に動く誘導刺激を付加した場合の結果である。横軸上の矢印は誘導刺激の輝度コントラストがテスト刺激と一致する点(検出閾上8倍)を示している。また、各パネルの実線と破線は統制条件の反応均衡点と傾きである。

P_{left} vs ϕ_i 関数の反応均衡点は、誘導刺激の輝度コントラストが最も低い条件(検出閾上2倍)では統制条件のレベルとほぼ一致し180deg近傍の値を示している。一方、コント

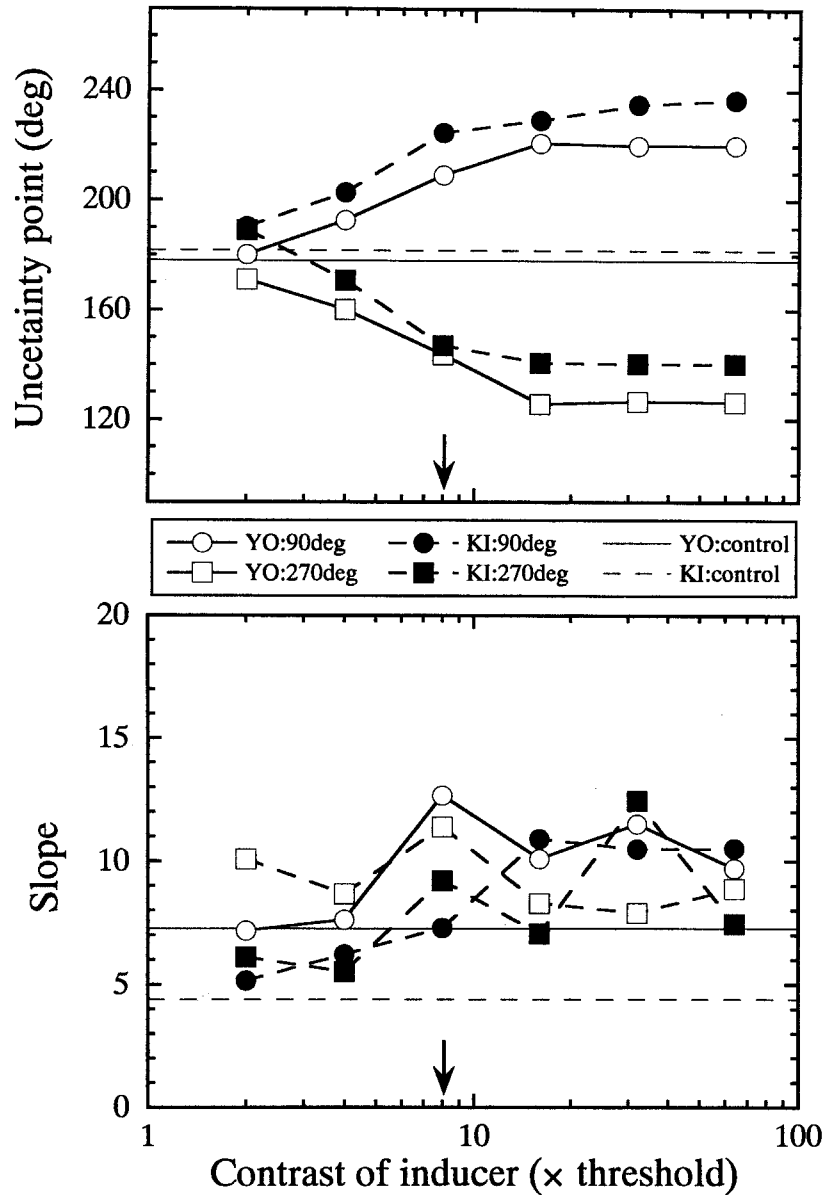


図3.3 P_{left} vs ϕ 関数の反応均衡点及び傾きに対する誘導刺激の輝度コントラストの効果

2名の被験者について、反応均衡点と傾きを誘導刺激の輝度コントラスト(単位はコントラスト検出閾)の関数として示す。○及び●は右方向に動く誘導刺激を付加した場合の結果、□及び■は左方向に動く誘導刺激を付加した場合の結果である。横軸上の矢印は誘導刺激の輝度コントラストがテスト刺激と一致する点(検出閾上8倍)を示す。各パネルの実線と破線は統制条件の反応均衡点と傾きである。

ラストが検出閾上2倍よりも大きな条件では、右方向に動く誘導刺激を付加した場合には統制条件よりも大きな値を示し、左方向に動く誘導刺激を付加した場合には統制条件よりも小さな値を示している。これは、図3.2で述べたように、運動の同化が生じていることを示すものである。また、誘導刺激を付加した条件と統制条件の差は、輝度コントラストの増加と共に大きくなり、閾上16倍付近で飽和し、それ以上の輝度コントラストでは一定の値を示している。従って、一定の範囲内では、同化効果の大きさは、誘導刺激の輝度コントラストとともに(対数軸上では)直線的に増大すると言える。一方、 P_{left} vs ϕ 関数の傾きは、全ての輝度コントラスト条件でほぼ5から10程度の範囲の値を示しており、組織的な変動は見られない。以下では主に反応均衡点を対象に検討を進める。

反応均衡点に関する結果の信頼性を検討するために、1名の被験者(KI)について、誘導刺激の輝度コントラストが最も高い条件(閾上64倍)と最も低い条件(閾上2倍)でさらに2セッションの測定を繰り返してパラメータの推定を行い、図3.3の同一条件でのデータと比較した。その結果、反応均衡点の変動は最大で4.2degと極めて小さく、図3.3に示された結果が実験誤差によるものではないことが示された。

テスト刺激の輝度コントラストの効果：次に、運動の同化に対するテスト刺激の輝度コントラストの効果を検討するために、テスト刺激の輝度コントラストを閾上2倍から64倍の範囲で変化させて P_{left} vs ϕ 関数を求めた。誘導刺激の輝度コントラストは閾上16倍に固定した。テスト刺激の各輝度コントラスト毎に式(3.2)による近似を行い、反応均衡点と傾きを推定した。ただし、被験者YOでは輝度コントラスト2.8倍以下、KIでは2倍の条件では近似を行わなかった。これは、これらの条件では同化の効果が極めて大きく、右方向の誘導刺激を付加した場合にはテスト刺激の位相差に関わらず P_{left} が0となり、左方向の誘導刺激を付加した場合には P_{left} が1となったためである。

図3.4にテスト刺激の輝度コントラスト(単位はコントラスト検出閾)の関数として反応均衡点と傾きの推定値を示す。テスト刺激の輝度コントラストが閾上8倍の結果は図3.3からリプロットしたものである。横軸上の矢印はテスト刺激の輝度コントラストが誘導刺激と一致する点(検出閾上16倍)である。誘導刺激を付加した条件と統制条件の反応均衡点の差は、検出閾上64倍までの全範囲にわたって輝度コントラストの増加に伴って減少しており、テスト刺激の輝度コントラストが大きくなるにつれて同化効果が小

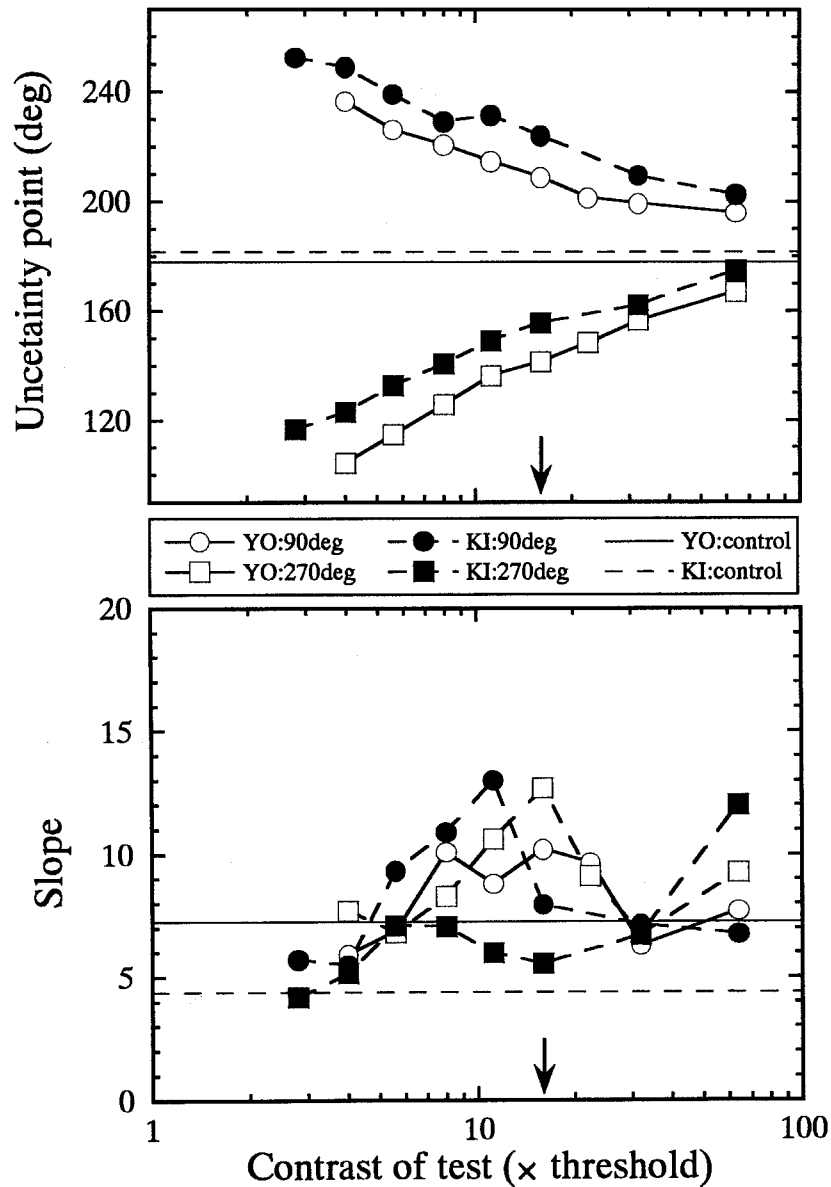


図3.4 P_{left} vs ϕ 関数の反応均衡点及び傾きに対するテスト刺激の輝度コントラストの効果

2名の被験者について、反応均衡点と傾きをテスト刺激の輝度コントラスト(単位はコントラスト検出閾)の関数として示す。テスト刺激の輝度コントラストが閾上8倍の結果は図3.3からのリプロットである。横軸上の矢印はテスト刺激の輝度コントラストが誘導刺激と一致する点(検出閾上16倍)である。

さくることが明らかである。このような傾向は色彩刺激を用いて同化に対する輝度コントラストの効果を検討した従来の報告と一致するものである(Ramachandran, 1987; Murakami & Shimojo, 1993)。また、図3.3と比較すると、テスト刺激に対して有効な輝度コントラストの範囲は、誘導刺激に対する有効範囲(閾上16倍まで)よりも広がっていることがわかる。

テスト・誘導刺激の輝度コントラスト比の効果： 上述の検討により、同化効果は誘導刺激の輝度コントラストの増大、及びテスト刺激の輝度コントラストの減少に伴って大きくなることが明らかになった。これらの結果から、同化の大きさは各刺激の輝度コントラストそのものではなく、テスト・誘導刺激間の相対的なコントラストに依存するものである可能性が考えられる。この点を検証するために、輝度コントラスト比(誘導刺激の輝度コントラスト/テスト刺激の輝度コントラスト：単位はコントラスト検出閾)を0.25から4までの範囲で変化させ P_{left} vs ϕ 関数を求めた。この実験ではYO、KIに加え、naiveな被験者1名(NI)についてもデータを収集した。

3名の被験者について得られた結果を図3.5に示す。図3.3及び3.4に示したように、2種の誘導刺激(位相差90degと270deg)による効果は統制条件を基準にしてほぼ対称に現れており、誘導刺激の運動方向による組織的な影響はまったく見られない。そこで誘導刺激の位相差別に推定された反応均衡点の差の絶対値の1/2を同化による誘導量と定義し図の縦軸とした[後述の式(3.4)も参照]。横軸はテスト・誘導刺激間の輝度コントラスト比である。YOとKIのいくつかのデータ点は図3.3、3.4からのリプロットである。図から明らかなように、輝度コントラストの異なるテスト刺激に対するデータはほぼ直線上に並んでおり、同化による誘導量はテスト・誘導刺激間のコントラスト比に依存し、比の対数値の線形関数として記述可能であると言える。ただし、YO及びKIのテストコントラストが閾上8倍の条件(\diamond)では輝度コントラスト比が2.0以上の領域で誘導量がほぼ飽和している(図3.3も参照)。また、テスト刺激のコントラストが閾上16倍の条件(\triangle)でも、輝度コントラスト比が2.0の場合の誘導量が1.0の場合に比べてあまり大きく増加しておらず、全体の傾向からはややはずれた結果となっている。これらの条件では誘導刺激のコントラストが閾上16倍から64倍の範囲にあることから、誘導量が相対コントラストに依存する範囲は、誘導刺激のコントラストによって一定の制約を受けていると言える。NIではコントラスト比が0.5以下の領域で誘導効果が消失しており、

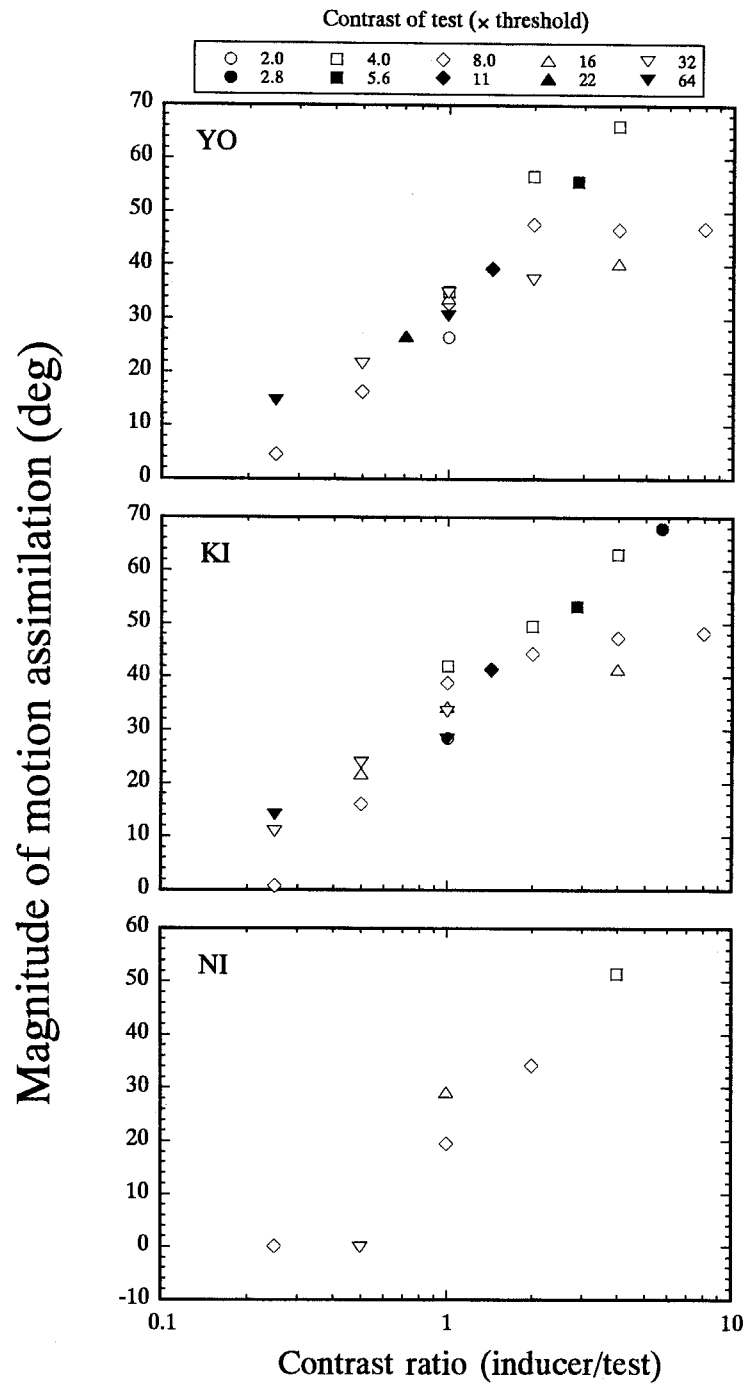


図3.5 誘導量に対する輝度コントラスト比の効果

3名の被験者について、同化による誘導量をテスト・誘導刺激間の輝度コントラスト比の関数としてプロットした。誘導量は、誘導刺激の位相差別に推定された反応均衡点の差の絶対値の1/2として定義した。各シンボルは異なるテスト刺激の輝度コントラストに対する結果である。YOとKIのいくつかのデータ点は図3.3、3.4からのリプロットである。

YOやKIよりも有効なコントラスト比の範囲がやや狭くなっているが、誘導が生じる領域では他の被験者と同様の傾向を示している。図3.3～3.5に示した結果を総合すると、ある範囲内では、同化の輝度コントラスト依存性はテスト・誘導刺激のコントラストによって個別に記述することも可能ではあるが、両刺激間の相対コントラストを指標とすることによって、より統一的に記述できると考えられる。

3. 2. 2. 2 位相特性

これまでに述べた実験では、誘導刺激の位相差は90degまたは270degに固定されていたが、テスト刺激だけでなく誘導刺激に対する1次運動検出器の応答も位相差によって変化する。そこで、次に誘導刺激の位相差と同化の大きさとの関係について検討する。

誘導刺激の位相差として(150deg, 210deg)、(160deg, 200deg)、(170deg, 190deg)の3組の値を用い、 P_{left} vs ϕ 関数を求めた。誘導刺激の位相差はセッション間で変化させ、各組について少なくとも2セッションを実施した。輝度コントラストはテスト・誘導刺激ともに閾上8倍とした。その他の刺激条件、手続きは3.2.2.1の実験と同一である。

図3.6に2名の被験者について反応均衡点と傾きを示す。横軸は誘導刺激の位相差であり、 $\phi_f=90deg$ 、270degのデータは図3.3からのリプロットである。均衡点は $\phi_f=170deg$ 、190degでほぼ統制条件と等しくなり、 ϕ_f が180degから離れるにつれて統制条件との差が大きくなっている。また、2名の被験者ともに ϕ_f が150deg以下及び210deg以上で同化の効果が飽和する傾向が見られる。

傾きに関しては、 ϕ_f が150degから210degの範囲にある場合には統制条件とほぼ等しく、90degまたは270degの場合にはこれらより明らかに大きな値が得られている。これは、誘導刺激の知覚的運動方向が明確になるにつれ、 P_{left} vs ϕ 関数の傾きが急になることを意味している。明確な運動情報を持つ誘導刺激は、同化を生じさせるだけでなく、テスト刺激に対する方向弁別の精度を向上させるのかも知れない。

3. 2. 3 補足実験：単独刺激の方向弁別に対する輝度コントラストの効果

輝度コントラストの効果に関する検討により、同化の大きさがテスト刺激に対しては閾上64倍までの範囲で、誘導刺激に対しては閾上16倍までの範囲で、輝度コントラストに依存して変化することが示された。この結果は、2名の被験者のコントラスト検

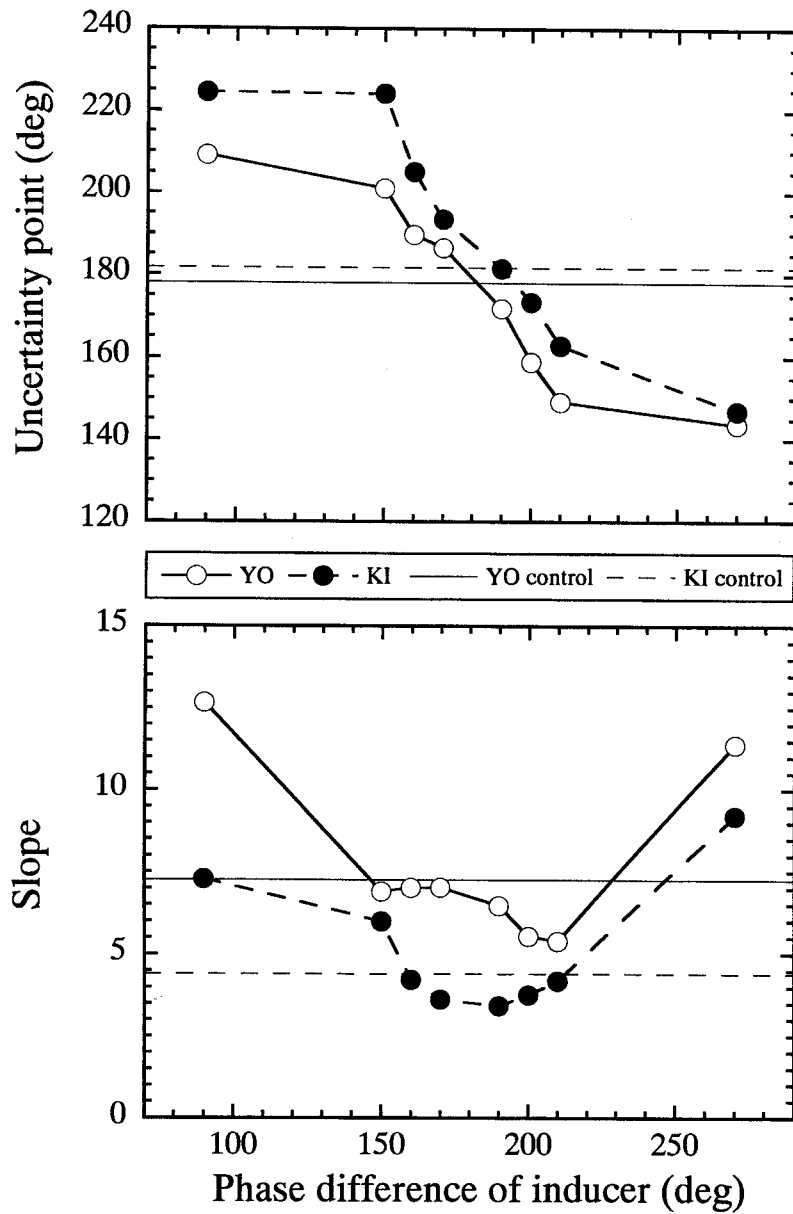


図3.6 P_{left} vs ϕ_i 関数の反応均衡点及び傾きに対する誘導刺激の位相差の効果

2名の被験者について反応均衡点と傾きを示す。横軸は誘導刺激の位相差であり $\phi_i = 90\text{deg}$ 、 270deg のデータは図3.3からのリプロットである。

出閾がともにほぼ1%であったことから、同化に対して有効な輝度コントラスト範囲が16%から64%に及ぶものであることを示すものである。図3.1と同様の空間布置で運動の対比の輝度コントラスト依存性を検討したRaymond & Darcandelo (1990)は、誘導刺激の輝度コントラストが60%までの範囲で対比効果が増大することを見出し、運動の検出・運動残効・方向選択的順応・速度弁別などの多くの運動視知覚に関わる現象がたかだか5%程度までの極めて狭い範囲でしか輝度コントラストに依存しない(Keck, Pallela & Pantle, 1976; Pantle, Lemkuhle & Caudill, 1978; Sekuler, Pantle & Levinson, 1978; Campbell & Maffei, 1981; Thompson, 1982; Johnstone & Wright, 1985; Nakayama & Silverman, 1985; McKee, Silverman & Nakayama, 1986)のとは大きく異なる特性を示すことを指摘している。このような有効輝度コントラスト範囲の相違が、今回の実験状況・被験者でも得られるか否かを検討するために補足実験を行った。実験では、誘導刺激を提示しない条件で方向弁別課題を行い、輝度コントラストの効果を測定した。

3. 2. 3. 1 方法

図3.1の中央の領域、または上下の領域に正弦波格子(上下については2つのパターンを同時に)を提示し、閾上2倍から64倍の範囲で変化させて P_{left} vs ϕ 関数を求めた。刺激が提示されない領域は平均輝度(77cd/m^2)の一樣画面とした。その他の手続きは本実験と同様である。被験者はYO、KIの2名である。

3. 2. 3. 2 結果

図3.7に示されるように、刺激の提示領域(中央または上下の領域)に関わらず反応均衡点は全ての輝度コントラストレベルでほぼ 180deg となっており、物理的均衡点で見かけの運動方向が曖昧となることを示している。一方、傾きは輝度コントラストが閾上4倍または5.6倍までの範囲で大きくなり、それ以上の領域ではほぼ一定となっている。ただし、被験者YOでは閾上16倍以上の領域でやや傾きが減少する傾向が見られる。この結果は、誘導刺激がない場合の P_{left} vs ϕ 関数は、4-5%以上の領域で輝度コントラストに対して不変となることを示しており、運動の検出・運動残効・方向選択的順応・速度弁別などに関する従来の結果と一致するものである。また、本実験で得られた同化における有効輝度コントラスト範囲が、誘導刺激がない場合に比べてかなり大きい

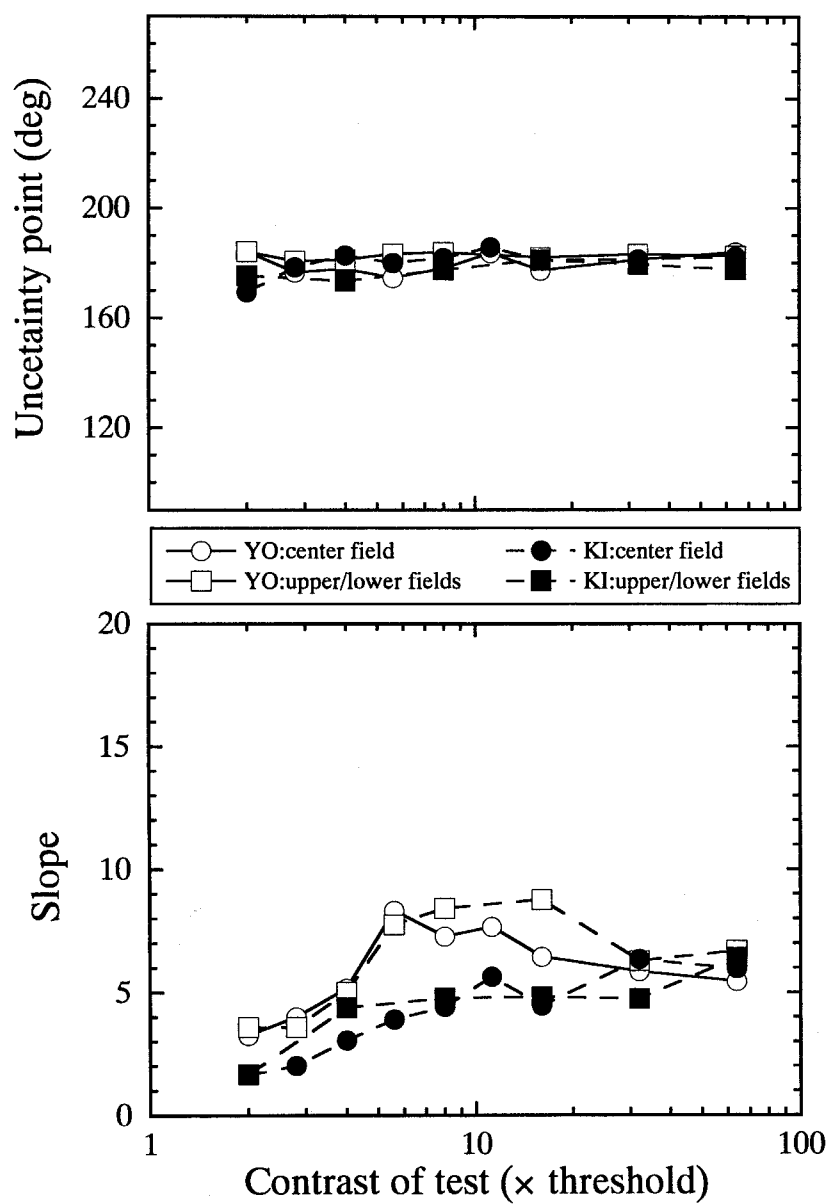


図3.7 単独刺激の P_{left} vs ϕ 関数の反応均衡点及び傾きに対する刺激の輝度コントラストの効果

2名の被験者について、単独刺激に対する反応均衡点と傾きを輝度コントラストの関数として示す。

ことを確認するものである。

3. 2. 4 考察

3. 2. 4. 1 同化の輝度コントラスト・位相差特性に関する定式化

実験3-1から、 P_{left} vs ϕ_i 関数の均衡点の変移として定義される同化の大きさは、テスト・誘導刺激の輝度コントラスト及び誘導刺激の位相差の変化に伴って組織的な変動を示すことが明らかになった。具体的には、以下の結果が得られた。

(1) 誘導刺激の位相差 ϕ_i を90degまたは270degに固定した場合 [$\sin(\phi_i)=\pm 1$]、均衡点はテスト・誘導刺激の輝度コントラスト比の対数値 [$\log(C/C_i)$; C は閾値単位の輝度コントラスト、添字 i と t はそれぞれ誘導刺激とテスト刺激を示す] の線形関数で記述できる。

(2) 輝度コントラスト比を1.0に固定した場合 [$\log(C/C_i)=0$]、均衡点は誘導刺激の位相差の単調減少関数で記述できる。

これらの結果を、統一的に記述する実験式の1つとして以下のものが考えられる。

$$\beta = [k \cdot \log(C/C_i) + m] \cdot \sin(\phi_i) + n \quad (3.3)$$

ただし、 β は反応均衡点におけるテスト刺激の位相差、 k 、 m 、 n は定数である。ここで、位相差 ϕ_i を90degまたは270degに固定しテスト・誘導刺激の輝度コントラストを変化させた場合、各誘導刺激を付加した条件での均衡点は、

$$\begin{aligned} \beta_{90deg} &= k \cdot \log(C/C_i) + m + n & ; \phi_i = 90deg, \sin(\phi_i) = 1 \\ \beta_{270deg} &= -k \cdot \log(C/C_i) - m + n & ; \phi_i = 270deg, \sin(\phi_i) = -1 \end{aligned}$$

となる。誘導刺激を提示しない統制条件の反応均衡点を β_0 とすると、同化による誘導量 MA とテスト・誘導刺激の輝度コントラストとの関係は、

$$MA = [(\beta_{90deg} - \beta_0) + (\beta_0 - \beta_{270deg})] / 2 = (\beta_{90deg} - \beta_{270deg}) / 2 = k \cdot \log(C/C_i) + m \quad (3.4)$$

で表される。

一方、輝度コントラスト比を1.0に固定し、誘導刺激の位相差を変化させた場合、均衡点は、

$$\beta = m \cdot \sin(\phi_i) + n \quad ; C_t/C_i = 1, \log(C/C_i) = 0$$

となる。右または左に運動する各誘導刺激の位相差と180degとの差の絶対値が等しいものとし、その位相差が180deg (ϕ_{180}) 以下の時の均衡点を β_{180} 、180degより大きい (ϕ_{180}) 時の均衡点を β_{180} とすると、誘導量と誘導刺激の位相差との関係は次式で与えられる。

$$MA=[(\beta_r-\beta_o)+(\beta_o-\beta_l)]/2=(\beta_r-\beta_l)/2=m[\sin(\phi_r)-\sin(\phi_l)]/2 \quad (3.5)$$

以上の定式化の妥当性を検討するために、誘導刺激の輝度コントラスト依存性(図3.3の直線部分)、テスト刺激の輝度コントラスト依存性(図3.4)、及び誘導刺激の位相差依存性(図3.6)のデータをそれぞれ誘導量に換算し、各データセットについて独立に(3.4)式及び(3.5)式によるフィッティングを行った。なお、各実験の結果は2名の被験者間で極めて良く一致していたため、パラメータの推定は両被験者について得られた誘導量を込みにして行った。最小自乗法により推定されたパラメータ値(k 、 m または $m/2$)をデータとともに図3.8に示す。各パネルから明らかなように、それぞれのデータは式(3.4)、(3.5)によって良く近似されている。

誘導刺激の輝度コントラスト依存性[図3.8(a)]、及びテスト刺激の輝度コントラスト依存性[図3.8(b)]のデータについて推定された k と m の値の変動は、小さい方を基準としてそれぞれ20%以下、10%以下の範囲にとどまっている。誘導刺激の位相差依存性[図3.8(c)]のデータについて推定された m の値は40.4(図中の x の係数の2倍)であり、前2者のデータに基づく推定値からの変動は20%程度である。各パラメータの推定値に実験間で多少の変動が見られることは、今回得られた結果が式(3.3)に含まれていない要因からの寄与をある程度受けていることを示唆しているが、総合的には式(3.3)が異なる条件で得られたデータを統一的に記述しうる枠組みとして有効であると評価出来る。

3. 2. 4. 2 運動の同化と1次運動検出器の促進的相互作用

実験3-1で操作した刺激変数は、いずれもテスト・誘導刺激に応答する1次運動検出器の応答に影響を及ぼすものである[式(3.1)参照]。ここでは、同化の刺激依存性が1次運動検出器間の相互作用によってどのように説明可能されるかについて理論的に検討する。議論を進めるために図3.9に示すモデルを仮定する。以下では、主に右方向に運動する誘導刺激(位相差90deg)を付加した場合を考えるが、左方向に運動する誘導刺激(位相差270deg)を付加した場合についても同様の議論が成り立つ。

図に示したモデルでは1次運動検出器(Local motion detector)の応答は $I(C) \cdot \sin(\phi)$ で記述される^{*}。ただし $I(C)$ は検出器のコントラスト応答関数であり、正の値をとる C の単調

^{*}実験3-1で使用した刺激の大きさから考えて、テスト・誘導刺激のそれぞれについて多数の1次運動検出器が応答することは明らかである。従って、ここで言う検出器の応答は、実際には各刺激に応答する検出器群の総体的応答を指すことになる。

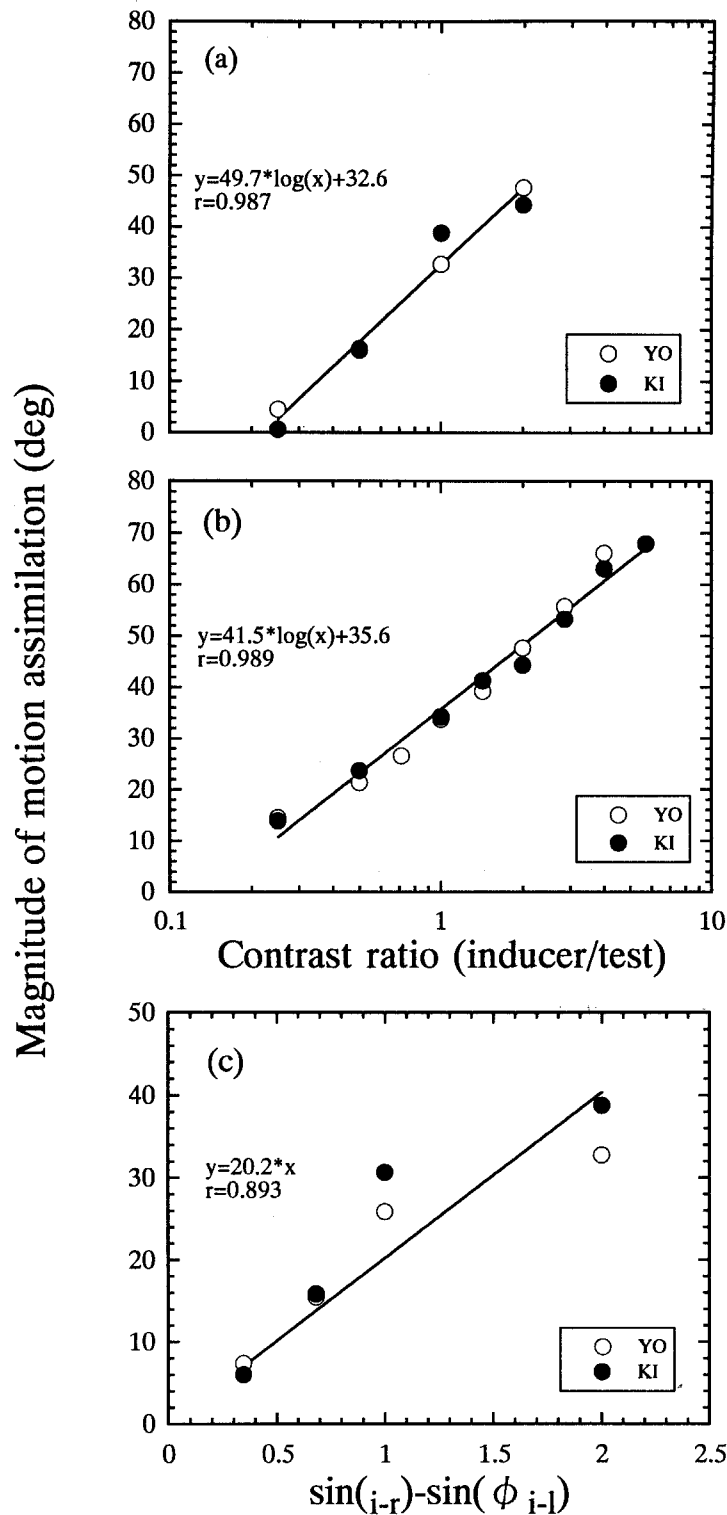


図3.8 誘導量と輝度コントラスト比及び誘導刺激の位相差との関係

誘導刺激の輝度コントラスト依存性(a)、テスト刺激の輝度コントラスト依存性(b)、及び誘導刺激の位相差依存性(c)のデータをそれぞれ誘導量に換算し、各データセットについて独立に(3.4)式及び(3.5)式によるフィッティングを行った結果を示す。各実験の結果は2名の被験者間で極めて良く一致していたため、パラメータの推定は両被験者について得られた誘導量を込みにして行った。各パネルの式中の数値は、最小自乗法により推定されたパラメータ値である。 r は回帰係数である。

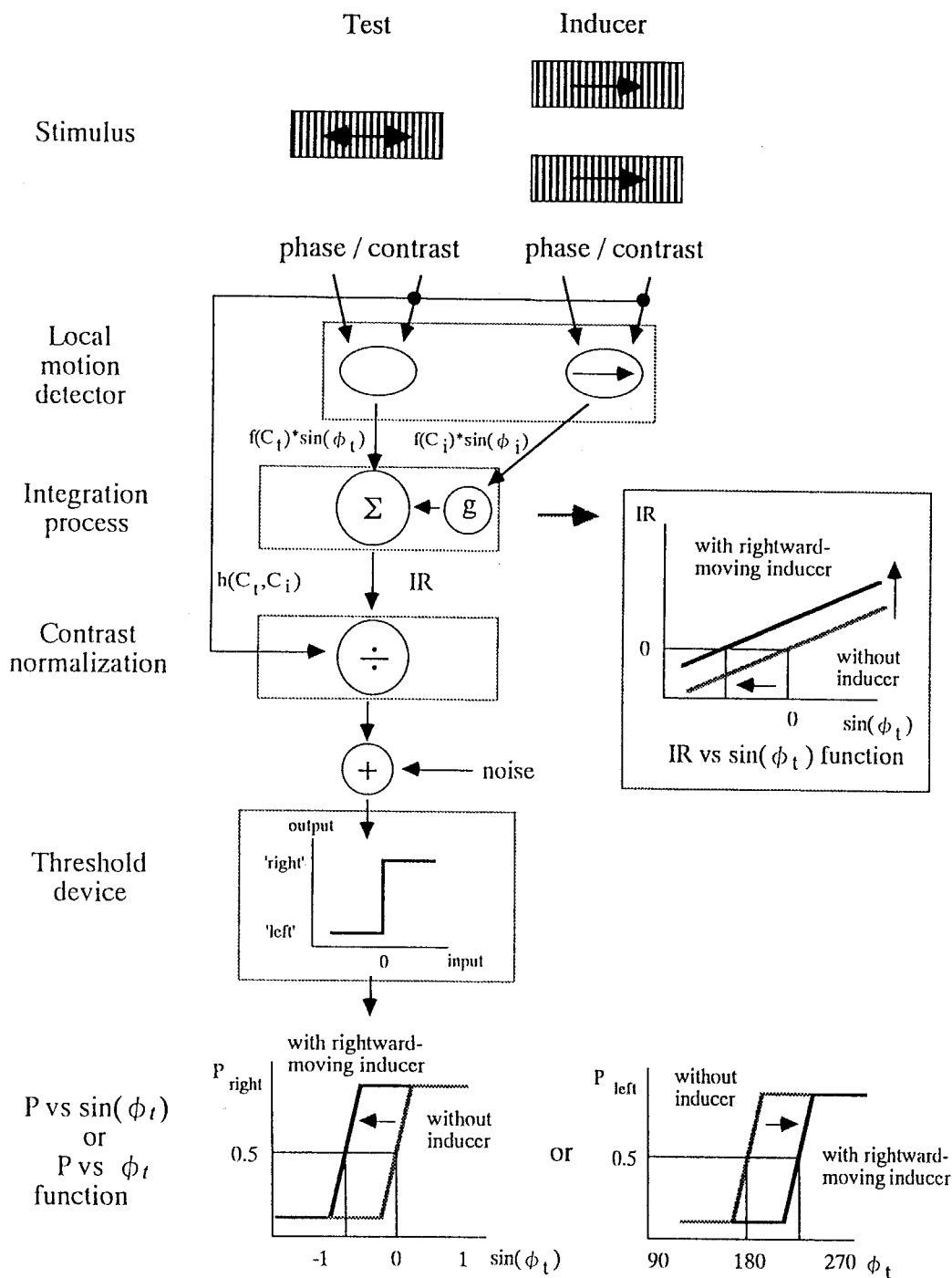


図3.9 1次運動検出器の加算による同化のモデル

刺激(Stimulus)はまず1次運動検出器(Local motion detector)に入力され、局所的な運動情報が抽出される。次に、運動検出器の出力は統合過程(Integration process)で重みづけ加算される。統合過程の出力はコントラストに関する正規化(Contrast normalization)を経て、ノイズによる擾乱を受けた後に閾素子(Threshold device)に送られる。加算過程により、統合後の応答(IR ; integrated response)とテスト刺激の位相差の関係を示す IR vs $\sin(\phi_t)$ 関数は上方に移動し、理論的均衡点は左方向にシフトする(中右のパネル)。最終的に得られる P_{right} vs ϕ_t 関数は右方向に移動することになり(右下のパネル)、実験結果と一致する。

増加関数である(Nakayama & Silverman, 1985; van Santen & Sperling, 1985)。1次運動検出器の応答は一定の空間領域内で加算され(integration process)、テスト刺激に対する加算後の出力(IR; integrated response)は

$$IR=f(C_i)*\sin(\phi_i)+g*f(C_j)*\sin(\phi_j) \quad (3.6)$$

で与えられる。ここで、 g は誘導刺激に応答する検出器からテスト刺激に応答する検出器への加算効率を表すパラメータである。図の右中のパネルは、 g が正の場合について IR vs $\sin(\phi)$ 関数に対する誘導刺激の効果を示したものである。IR関数は加算的相互作用によって上方に移動するが、これと同時にIRが0となるモデル上の均衡点が左方向に移動する。統合過程がここで仮定したような加算によるものとする先験的根拠はない。しかし、乗算的相互作用では均衡点の移動は生じない(テスト刺激に応答する1次運動検出器の応答が0の場合、どのような値を乗じても結果は0である)、運動残効等を媒介する運動検出器そのものの無反応点の変移が、刺激が瞬間的に移動する2フレーム事態で生じるとは考えられない、低次検出器間の加算的相互作用は明暗・色彩等様々な知覚次元で生じる一般的現象であることなどを考慮すると、加算的相互作用を仮定することが最も妥当な選択肢であると言える。

加算後の応答は運動検出器の出力の重みづけ和であるので、刺激の位相差だけでなく輝度コントラストの寄与をも受けるが、後者は、視覚系のコントラスト反応特性によってIRを正規化するという次段の処理(Contrast normalization)により補正される。補正後の出力は、補正係数を $h(C_p, C_i)$ として、

$$IR/h(C_p, C_i)=f(C_i)*\sin(\phi_i)/h(C_p, C_i)+g*f(C_j)*\sin(\phi_j)/h(C_p, C_i) \quad (3.7)$$

となる。Stone & Thompson (1992)は、補正係数として刺激領域全体の平均コントラストを用いることを提案しているが、以下の議論は補正係数の具体的表現には依存しない。補正後の応答は視覚系内のノイズ $[N(0, \sigma^2)]$ で表現されるガウスノイズ]による擾乱を受けた後、閾素子(Threshold device)に入力され、運動方向に関する「右」または「左」の判断が生成される。閾素子への入力为正の場合「右」反応が、負の場合「左」反応が生成されるとすると、最終的に得られる「右」反応とテスト刺激の位相差の \sin 値との関係を示す P_{right} vs $\sin(\phi)$ 関数は、IR関数の上方への移動に対応して左方向に移動するが[図3.9左下のパネル]、これを図3.2の表現に合わせて「左」反応と位相差との関係で記述すれば P_{left} vs ϕ 関数は右方向に移動することになり(図3.9右下のパネル)、実験結果

と一致する。

P_{lef} vs ϕ_i 関数の理論的均衡点は、ノイズによる影響を受けないので、IRを0として式(3.7)を $\sin(\phi_i)$ について解くことにより得ることが出来る。即ち、理論的均衡点 β_{th} は

$$\beta_{th} = \sin^{-1} \{-g^*[f(C_i)/f(C)] * \sin(\phi_i)\} \quad (3.8)$$

となる。ただし、 $\{\}$ 内の項は-1から+1までの値をとり、 β_{th} は90degから270degの値をとるものとする。以上の制約内では、図3.9A(a)に示すように β_{th} は $\{\}$ 内の項の単調減少関数となる。

式(3.8)に基づいて、まず誘導刺激の位相差を固定し、テストまたは誘導刺激の輝度コントラストを変化させた場合を考える。誘導刺激の位相差が90deg[$\sin(\phi_i)=1$]及び270deg[$\sin(\phi_i)=-1$]の場合の理論的均衡点はそれぞれ、

$$\beta_{th-90deg} = \sin^{-1}\{-g^*[f(C_i)/f(C)]\}$$

$$\beta_{th-270deg} = \sin^{-1}\{g^*[f(C_i)/f(C)]\}$$

となり、理論的誘導量 MA_{th} は

$$MA_{th} = (\beta_{th-90deg} - \beta_{th-270deg})/2 = [\sin^{-1}\{-g^*[f(C_i)/f(C)]\} - \sin^{-1}\{g^*[f(C_i)/f(C)]\}]/2$$

で与えられる。ここで、今回実験的に得られた反応均衡点が120degから240deg程度であり(図3.3、3.4)、この範囲内では逆正弦関数 $y = \sin^{-1}(x)$ が負の傾きを持つ線形関数 $y = -a * x + b (a > 0)$ でほぼ近似可能である[図3.9A(a)参照]ことを考慮すると、

$$MA_{th} \doteq [a * g^*[f(C_i)/f(C)] + b - \{-a * g^*[f(C_i)/f(C)] + b\}]/2 = a * g^*[f(C_i)/f(C)] \quad (3.9)$$

となり、誘導量は $f(C_i)/f(C)$ の線形増加関数で表現可能であると言える。従って、テスト刺激の輝度コントラストを固定して誘導刺激の輝度コントラストを増加させると、(g が一定として) $f(C_i)/f(C)$ は大きくなり MA_{th} は増大する。一方、誘導刺激の輝度コントラストを固定してテスト刺激の輝度コントラストを増加させると、 $f(C_i)/f(C)$ は小さくなり MA_{th} は減少する。このようなテスト・誘導刺激の輝度コントラストの効果に関する予測は、実験的に得られた図3.8(a)、(b)の結果と一致するものである。

式(3.9)では理論的誘導量は1次運動検出器の応答の比 $[f(C_i)/f(C)]$ の関数として表現されているが、実験式として提案した式(3.3)ではこの項は刺激の輝度コントラスト比の対数で表現されている。両者の関係を明らかにするためには、1次運動検出器のコントラスト応答関数 $f(C)$ の関数形を実験的・理論的に解明する必要があるが、この点自体はモデルの本質的問題ではない。例えば $f(C)$ のごく単純な表現としてべき関数 $f(C)=C^a$ を考

えてみる。図3.9A(b)は a を0.436とした場合の刺激の輝度コントラストと1次運動検出器の相対応答強度との関係を示したものである。この関数を用いて C_i を16%に固定し C_r を4%から64%まで変化させた場合の $f(C_r)/f(C_i)$ を求め、さらに適当なスケーリングファクター(ここでは35.6)を乗じて理論的誘導量を計算したものが図3.9A(c)の●で示す関数である。一方、図3.9A(c)の○は同一の輝度コントラスト条件で得られた実測値をもとに推定された輝度コントラスト比の対数関数[図3.8(b)中の近似式]であるが、今回用いられた輝度コントラスト比の範囲内では2つの関数はほぼ一致している。ここで使用したべき関数やパラメータの値は、2つの関数が一致するよう任意に設定したもので、その妥当性は実験的に検証すべきものであるが、ある制約条件のもとでは1次運動検出器の応答の比がテスト・誘導刺激の輝度コントラスト比の対数関数によって近似されうことは、理論式(3.9)と実験式(3.3)の表現形式の相違が本質的な問題ではないことを示唆するものである。

次に、テスト・誘導刺激の輝度コントラストを同じ値に固定し、誘導刺激の位相差を変化させた場合を考えると、式(3.8)で $f(C_r)/f(C_i)=1.0$ として理論的均衡点は、

$$\beta_{th} = \sin^{-1} \{-g \cdot \sin(\phi)\}$$

となる。また、誘導量は、誘導刺激の位相差が180deg以下の時の均衡点を β_{th-r} 、180degより大きいときの均衡点を β_{th-l} として、

$$MA_{th} = (\beta_{th-r} - \beta_{th-l})/2 = [\sin^{-1}\{-g \cdot \sin(\phi_{i-r})\} - \sin^{-1}\{-g \cdot \sin(\phi_{i-l})\}]/2$$

で表される。ここで再び逆正弦関数が線形関数で近似可能であることを考慮すると、

$$MA_{th} \doteq [a \cdot g \cdot \sin(\phi_{i-r}) - a \cdot g \cdot \sin(\phi_{i-l})]/2 = a \cdot g \cdot [\sin(\phi_{i-r}) - \sin(\phi_{i-l})]/2$$

となり、誘導量は誘導刺激の位相差の差の線形増加関数で表現可能であると言える。誘導刺激の位相差の効果に関するこの予測もまた実験的に得られた図3.8(c)の結果と一致する。

さらに誘導刺激がない場合、刺激の輝度コントラストが極めて狭い範囲でしか P_{left} vs ϕ 関数(の傾き)に影響を及ぼさないこともこのモデルの枠組みで解釈可能である。誘導刺激がない場合の輝度コントラストの効果が、1次運動検出器の特性を反映するものであるとする立場では、検出器の出力を統合した応答(IR)が広い範囲で輝度コントラストに依存することは説明が困難である。一方、このモデルによれば、 P_{right} vs $\sin(\phi)$ 関数の傾きは $[1/(\sigma \sqrt{2\pi})] \cdot f(C_r)/h(C_r, C_i)$ で記述される(ただし $C_i=0$)が、ここで $f(C_r)/h(C_r, C_i)$ が

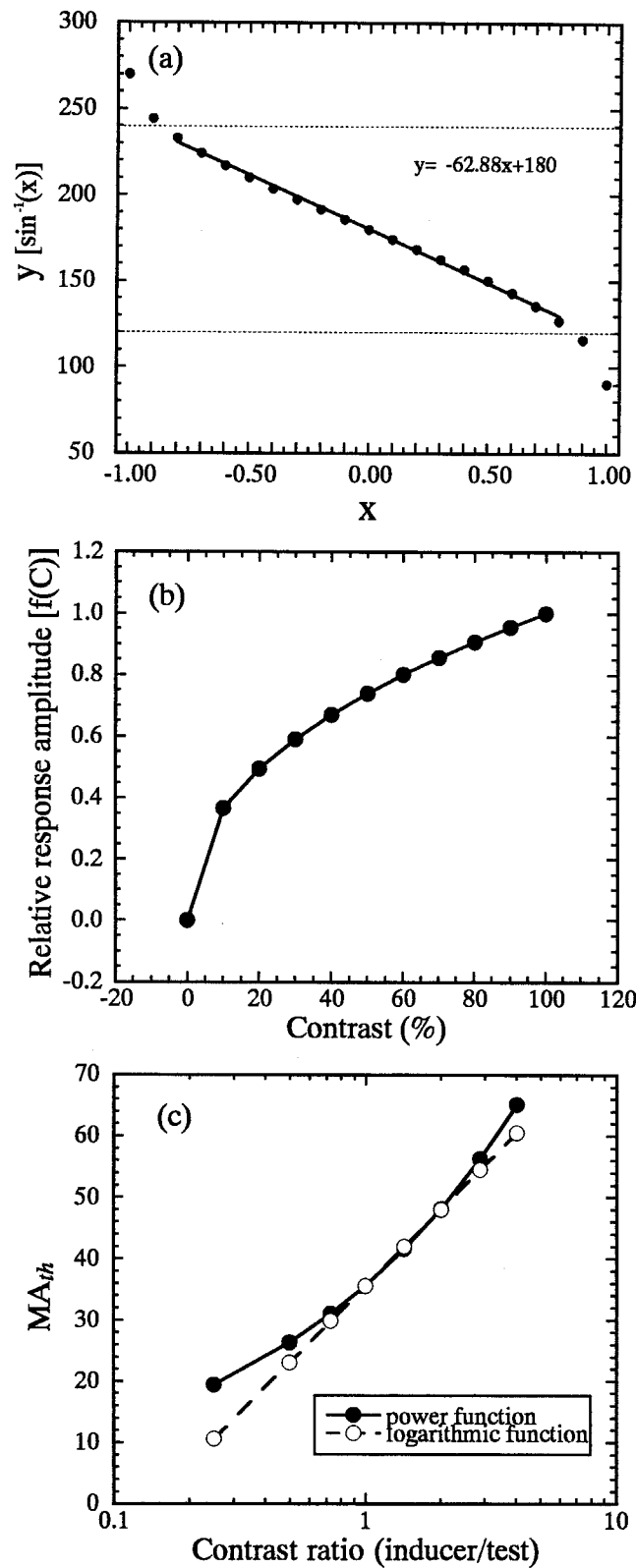


図3.9A 理論的均衡点(a)、1次運動検出器のコントラスト応答(b)、及び検出器のコントラスト応答と誘導量の関係(c)

説明は本文参照

低コントラスト領域以外では一定になる、即ちコントラストの補正が効率的に行われる、と考えれば、同化から推測される $f(C)$ 自体の広い範囲での輝度コントラスト依存性と、単独の刺激に対する P_{left} vs ϕ 関数の傾きのコントラスト非依存性が同一の枠組みの中で説明可能である。

以上の議論から、今回得られた同化の刺激依存性は、定性的には1次運動検出器間の加算的相互作用を仮定するモデルによって説明可能であると言える。ただし、今回の枠組みでは説明されない点もいくつか残されている。まず、誘導刺激の位相差の効果を検討した実験ではテスト・誘導刺激の輝度コントラストを等レベルとしたため、理論的検討でも均衡点の記述式は輝度コントラスト(比)の項を含んでいない。より一般的にはテスト・誘導刺激の輝度コントラストが異なる場合に誘導刺激の位相差がどのような効果を持つかに関する予測が必要であり、ここでも $f(C)$ の関数形の解明が検討課題となる。また、今回の結果では、誘導刺激の輝度コントラストの効果は閾上16倍程度で飽和するのに対し、テスト刺激の輝度コントラストは64倍までの範囲で有効であった。これに対し、図3.9のモデルでは輝度コントラストの効果の飽和に関する非対称性は予測されない。この点については、加算効率を表すパラメータ g の構造を明らかにし、誘導刺激に応答する運動検出器に固有の飽和特性を表現し得るようモデルを拡張する必要がある。このように、さらに検討すべき点がいくつか残されているが、図3.9のモデルは1次運動検出器間の相互作用を解明する上で有効な概念的基盤を与えるものであると考えられる。

3. 2. 4. 3 関連研究：同化の空間特性

実験3-1ではテスト・誘導刺激の空間周波数やサイズを一定としており、従ってその結果を説明する図3.9のモデルも空間特性がほぼ同一の1次運動検出器間の相互作用を対象としたものである。一方、視覚系には空間周波数(サイズ)特性の異なる複数の1次運動検出器群が存在し、それぞれが異なる周波数帯域の運動情報を抽出していると考えられている(1.1節などを参照)。従来のいくつかの研究では、これら周波数特性が異なる検出器間の相互作用に関する実験的知見が得られている。

1.4.2で述べたように、Ramachandran & Anstis (1983)は、互いに相関のない2フレームのランダムドットパターンに縦縞格子パターンを空間的に重ねて提示し、ドットパター

ンのフレーム切り替えと同期して格子パターンを左右に移動させると、ドットパターンと格子パターンが1枚のシートのように動いて見えることを見出した。この予備的な実験結果に基づいて、Ramachandran & Inada (1985)は格子パターンの空間周波数の効果を測定し、空間周波数が1cpd以下の場合(0.33, 0.57, 0.95 cpd)同化の生じる割合がほぼ同じであるのに対し、4.42cpdでは割合が低くなることを明らかにした。Ramachandran & Cavanagh (1987)は、テスト・誘導刺激とともに格子パターンとしてその空間周波数を操作し、低空間周波数(0.27~0.88cpd)の誘導刺激から高空間周波数(2.67cpd)のテスト刺激への同化は、高空間周波数の誘導刺激から低空間周波数のテスト刺激への同化の10倍以上も大きくなることを見出している。

このような同化の低空間周波数優位性は、図3.1と同一の刺激布置・測定手続きを用いたIdo, Ohtani & Ejima (1997)でも確認されている。Ido *et al.* (1997)は、テスト刺激の空間周波数に関わらず、誘導量は誘導刺激の周波数の増加とともに減少するという、低域通過型特性を見出している。さらに、誘導刺激のサイズ(高さ)を操作した実験では、サイズの増加とともに誘導量は増加し、ある程度以上のサイズでは一定の値に飽和するが、誘導量が飽和する臨界サイズは、誘導刺激の空間周波数の増加とともに小さくなるという結果を得ている。これら低空間周波数優位性及び臨界サイズ特性から、Ido *et al.* (1997)は、1次運動検出器間の促進的相互作用が同一周波数特性を持つ検出器間だけではなく、周波数特性の異なる検出器間にも生じるとするモデルを提案している。このモデルでは、低周波数に感度を持つ検出器から高周波数に感度を持つ検出器への加算効率(g)が、その逆の場合よりも大きくなるという空間周波数非選択的・非対称的な促進的相互作用が仮定されている。

運動の同化を促進的相互作用によって説明しようとする立場に対し、抑制的相互作用を考える立場もあるが、そこで提案されているメカニズムは実験的検証が可能なほどには明確化されていない。Ramachandran & Cavanagh (1987)は、運動の同化が、(1)まず、異なる空間周波数帯域毎に運動情報が抽出され、(2)低空間周波数の運動情報が高空間周波数の情報を抑制し、(3)高空間周波数帯域に対しては、「初期値として」(by default)、低空間周波数帯域の運動情報が「自動的に割り当てられる」(spontaneously attributed)という3段階の過程によって媒介されるとしている。このうち、第1段階は、周波数選択的な運動検出器群に対応するものと考えられ、その特性に関する定式化は

可能であろう。しかし、第2、第3段階については定性的な説明にとどまっており、運動検出器の出力と「抑制」や「割り当て」の量的関係に関する定式化は行われていない。また、Ido *et al.* (1997)では低空間周波数のテスト・誘導刺激間でも極めて強い同化が得られており、Ramachandran & Cavanagh (1987)の主張する「抑制」は、仮にあるとしても、低空間周波数から高空間周波数に限定されるものではなく、低空間周波数同士でも生じると考える必要がある。彼らの主張の妥当性、及び図3.9のモデルとの関係を明らかにするためには、「自動的に割り当てられる」とはどのような過程を指すか、「割り当て」の過程と運動検出器の応答との関係はどうか、などの点を実証可能なレベルで定式化する必要がある。

3. 3 まとめ

第3章では、1次元運動の同化を媒介するメカニズムを、1次運動検出器の相互作用の観点から解析した。まず、運動検出器の応答を規定するとされているテスト・誘導刺激の輝度コントラスト及び位相差を組織的に操作し、同化による誘導量の変化を測定した。その結果、誘導量はテスト・誘導刺激の相対輝度コントラストの対数値、及び誘導刺激の位相差の線形関数で記述可能であることが明らかとなった。これらの結果は、テスト刺激と誘導刺激に応答する1次運動検出器間の加算的相互作用を仮定するモデルによって説明可能であることが示された。ここで提案されたモデルは、運動する対象の同一性を保持するという重要な知覚的機能と関連した同化現象の特性を明らかにし、この現象を媒介する促進的相互作用の過程を定式化したものである。ここで得られた知見を運動の対比やplaid運動を媒介する抑制的相互作用に関する知見と統合することによって、運動情報の相互作用全般に関する統一な枠組みを確立することができると思われる。

第4章 2次元運動の同化現象の解析

4. 1 序論

外界に存在する対象物の運動や観察者自身の運動は、網膜上では2次元動画情報として表現されている。その画像情報は複雑な時空間的变化を示すものではあるが、理論的にはdiv、curlなどの基本的要素に分解できることが知られている(Koenderink & van Doorn, 1976; Longuet-Higgins & Pradny, 1980; Koenderink, 1986)。また、心理学的・神経生理学的研究によって、視覚系には拡大／縮小、回転などの2次元運動を検出するメカニズムが存在することを示唆する知見が得られている(Regan & Beverley, 1978, 1980, 1985; Saito, Tanaka, Hikosaka, Fukada & Iwai, 1986; Tanaka, Fukada & Saito, 1989; Tanaka & Saito, 1989; Duffy & Wurtz, 1991 a, b; Freeman & Harris, 1992; Orban, Lagae, Verri, Raiguel, Xiao, Maes & Torre, 1992; Graziano, Andersen & Snowden, 1994; Morrone *et al.*, 1995; Wright & Gurney, 1995; Gurney & Wright, 1996)。

このような2次元運動の処理過程においても、運動情報の相互作用が重要な役割を果たすと考えられるが、拡大／縮小、回転などの2次元運動の同化については、これまでほとんど組織的な研究は行われていない。最近、Morrone *et al.* (1995)は、2次元運動においても同化が生じることを示唆する観察結果を報告している。彼らは、円形の領域に提示されるランダムドットパターンを、一定方向(拡大／縮小、回転、並進方向)に動くcoherentなドットを含む扇形の「信号セクタ」と、運動方向がランダムなドットだけを含む「ノイズセクタ」の2つの領域に分割し、パターン全体の運動方向弁別に関する実験を行った。彼らは、このような刺激を観察すると、「coherentな運動は信号セクタに限局されず、パターン全体が拡大、回転、並進運動をするように見える」(p.507)と述べている。この現象は、2次元運動の同化の存在を示唆するものであるが、彼らの用いたドットパターンの全体的な運動方向弁別という課題では、ノイズセクタのランダムな運動が信号セクタのcoherentな運動によって同化されたか否かについて明確な結論を得ることはできない。

第4章では、まず複数の1次元格子パターンを2次元的に配置することによって全体として拡大／縮小、回転運動をする誘導刺激を作成し、これらの誘導刺激がテスト刺激

の知覚的運動方向に及ぼす効果を測定する。これにより、2次元運動においても同化が生じることを実験的に明らかにする。次に、2次元運動の同化が生じる空間的範囲を測定し、2次元・大域運動検出器の生理学的機構と考えられている高次視覚野における運動選択的神経細胞の受容野特性と比較する。さらに、2次元運動における同化の輝度コントラスト特性・空間周波数特性などを1次元運動の特性と比較することにより、これら2種の同化が共通の過程によって媒介されているのか、あるいは異なる過程によって媒介されているのかを明らかにする。

4. 2 実験4-1：2次元運動における同化

4. 2. 1 方法

4. 2. 1. 1 刺激と装置

刺激はRGB各12bitの輝度諧調を有する画像システム(VSG 2/3、Cambridge Research Systems社製)を用いて作成し、フレーム周波数100HzのカラーCRT(TOTOKU CV172)上に提示した。CRT画面前面に直径13.5degreesの円形の開口部を設けた黒色ケント紙を貼付した。刺激の空間配置を図4.1に示す。刺激は画面中央から上下左右3.5degreesの位置を中心とした直径3degreesの円形領域に提示される4つのパターンから構成される。各パターンは垂直または水平の正弦波格子であり、空間周波数は1.3cpd、輝度コントラストは20%である。画面の平均輝度は29cd/m²、その他の領域は暗黒である。4つのパターンのうち1つをテスト刺激、他の3つを誘導刺激とした。凝視用視標として、画面中央に0.05degreesの小黒点を常時提示した。

4. 2. 1. 2 手続き

刺激は各250msec間提示される2フレーム仮現運動事態(ISI=0msec)で提示し、2つのフレーム間で円形領域内の正弦波格子パターンを移動させた。ただし、円形領域自体は移動しない。フレーム間の位相差は、水平軸では右方向への移動を、垂直軸では下方向への移動を正の値で表現した。テスト刺激の位相差は90degから270degの範囲で13段階で変化させた。誘導刺激の各パターンの位相差は90degまたは270degとした。位相差90degで個々のパターンを単独提示すると明らかに右または下方向に動いて見え、位相

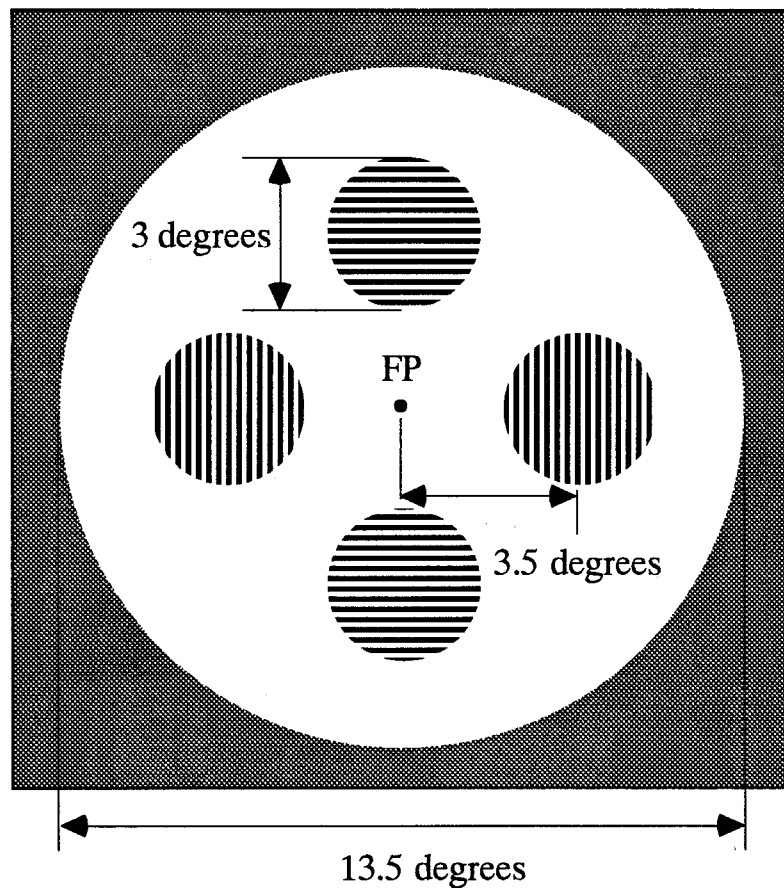


図4.1 実験4-1における刺激の空間布置

刺激は画面中央から上下左右3.5degreesの位置を中心とした直径3degreesの円形領域に提示される4つのパターンから構成される。各パターンは垂直または水平の正弦波格子であり、空間周波数は1.3cpd、輝度コントラストは20%である。画面の平均輝度は29cd/m²、その他の領域は暗黒である。4つのパターンのうち1つをテスト刺激、他の3つを誘導刺激とした。凝視用視標として、画面中央に0.05degreesの小黑点(FP)を常時提示した。

差270degで単独提示すると明らかに左または上方向に動いて見える。テスト・誘導刺激の各パターンの方位(水平または垂直)はその運動方向(垂直または水平)と常に直交している。

図4.2に誘導刺激の運動のタイプを示す。図はテスト刺激の位置が右の場合であるが、実験では全ての位置について測定を行った。

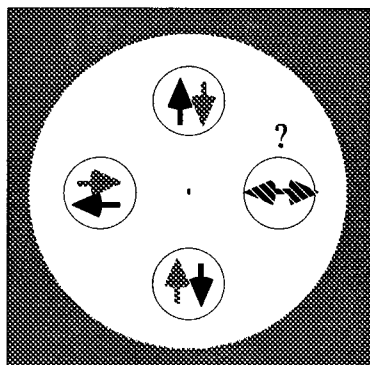
拡大／縮小条件[図4.2(a)]：拡大(expansion)条件では上、下、左の誘導パターンが、それぞれ上、下、左方向に移動し(図中の黒色の矢印)、3つのパターンが全体として拡大運動をする。縮小(contraction)条件では各パターンの移動方向は拡大条件の逆となる(灰色の矢印)。テスト刺激は水平方向に移動する。

回転条件[図4.2(b)]：時計回り(CW:clock-wise)条件では上、下、左の誘導パターンが、それぞれ右、左、上方向に移動し(黒色の矢印)、3つのパターンが全体として時計回り方向への回転運動をする。反時計回り(CCW:counter-clock-wise)条件では各パターンの移動方向は時計回り条件の逆となる(灰色の矢印)。テスト刺激は垂直方向に移動する。

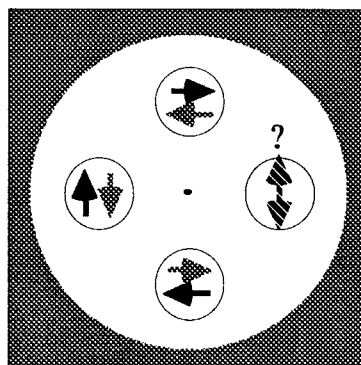
また、今回の刺激布置においても1次元運動の同化が生じること、テスト・誘導刺激の運動方向が直交する場合には同化が生じないことを確認するために、並進(translation)条件[図4.2(c)、(d)]及び直交(orthogonal)条件[図4.2(e)、(f)]についても一部の被験者で実験を行った。

各実験セッションに先立ち、被験者に当該セッションで提示される誘導刺激の運動のタイプとテスト刺激の位置を教示した。各試行では、凝視点を固視した状態で刺激を観察し、テスト刺激の運動方向(左右または上下)を強制2肢選択法により判断するよう求めた。テスト刺激の位相差と誘導刺激の運動方向(拡大と縮小など)は試行間でランダムに変化させた。テスト刺激の位相差(13種)と誘導刺激の運動方向(2種)の各組み合わせについて20試行を実施し、合計520試行を1セッションとした。誘導刺激の運動のタイプとテスト刺激の位置はセッション間で変化させ、各組み合わせ毎に最低2セッションを実施した。また、1名の被験者(YO)については、全てのテスト位置と運動方向(左右または上下)について、テスト刺激のみを提示する統制条件での測定も実施した。観察はCRT画面から88cmの距離で、右眼単眼視で行った。

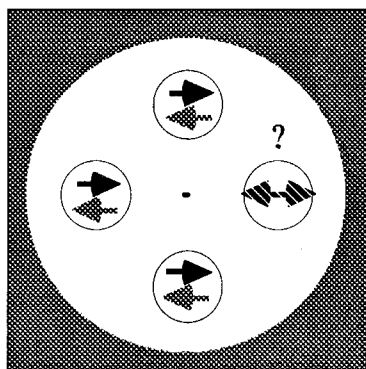
(a) expansion/contraction



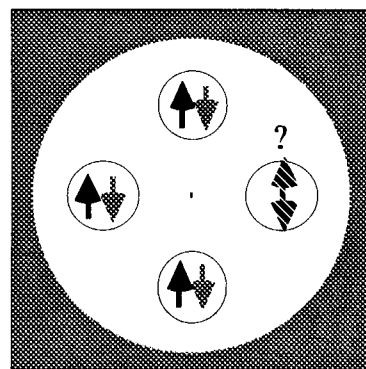
(b) rotation (CW/CCW)



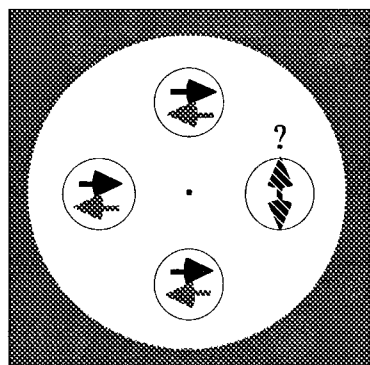
(c) translation (horizontal)



(d) translation (vertical)



(e) orthogonal (horizontal)



(f) orthogonal (vertical)

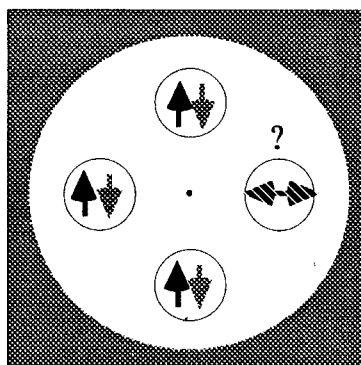


図4.2 テスト・誘導刺激の運動方向

テスト刺激の位置が右の場合について、誘導刺激の運動のタイプを示す。拡大(expansion)条件では上、下、左の誘導パターンが、それぞれ上、下、左方向に移動する(図中の黒色の矢印)。縮小(contraction)条件では各パターンの移動方向は拡大条件の逆となる(灰色の矢印)。テスト刺激は水平方向に移動する。時計回り(CW:clock-wise)条件では上、下、左の誘導パターンが、それぞれ右、左、上方向に移動する(黒色の矢印)。反時計回り(CCW:counter-clock-wise)条件では各パターンの移動方向は逆となる(灰色の矢印)。テスト刺激は垂直方向に移動する。並進(translation)条件ではすべての誘導パターンがテスト刺激と平行に移動し、直交(orthogonal)条件ではすべての誘導パターンがテスト刺激と直交方向に移動する。

4. 2. 1. 3 被験者

被験者はYOと他の2名(MT、TN)である。このうちTNは実験の目的を知らされていなかった。YOは全条件について測定を行い、MTとTNは一部の条件について測定を行った。全員裸眼正常視である。

4. 2. 2 結果

4. 2. 2. 1 拡大／縮小、回転条件における運動の同化

1名の被験者(YO)について、拡大／縮小、回転条件及び統制条件の P vs ϕ_i 関数の例を図4.3に示す。図はテスト刺激の位置が下の場合の結果である。縦軸は、拡大／縮小条件[図4.3(a)]では「上」反応の割合を、回転条件[図4.3(b)]では「左」反応の割合を示す。実線と破線で示された曲線は(3.2)式を用いた最小自乗法による最適近似の結果を示す。

拡大／縮小条件では、拡大する誘導刺激を付加したテスト刺激に対する関数(○)は統制条件(▲)の関数に比べ位相軸上で左に移動し、縮小する誘導刺激を付加したテスト刺激に対する関数(●)は右に移動している。これは、拡大する誘導刺激を付加した場合テスト刺激が下方向に動いて見える割合が増加し、縮小する誘導刺激を付加した場合テスト刺激が上方向に動いて見える割合が増加することを意味している。従って、実験条件の関数の移動は、テスト刺激に対して拡大／縮小方向への同化が生じていることを示すものである。一方、回転条件では、時計回りに回転する誘導刺激を付加した場合(○)、関数は統制条件(▲)に比べ位相軸上で左に移動し、反時計回りに回転する誘導刺激を付加した場合(●)は右に移動している。これは、時計回りに回転する誘導刺激を付加した場合テスト刺激が左方向に動いて見える割合が増加し、反時計回りに回転する誘導刺激を付加した場合テスト刺激が右方向に動いて見える割合が増加することを意味している。即ち、テスト刺激に対して回転方向への同化が生じていることを示すものである。同化による誘導量を、第3章と同様に、逆方向に移動する誘導刺激(拡大と縮小など)を付加した場合の反応均衡点の差の1/2と定義する。図4.3の例では、拡大／縮小及び回転条件における誘導量はそれぞれ14deg、9degである。

図4.4に3名の被験者について得られた誘導量を示す。各パネルの4本の線分は、それぞれの位置にテスト刺激を提示した場合の結果で、線分の長さが誘導量を表している。個々の誘導量は、2セッションのデータ(P vs ϕ_i 関数の各データ点につき40試行)に基づ

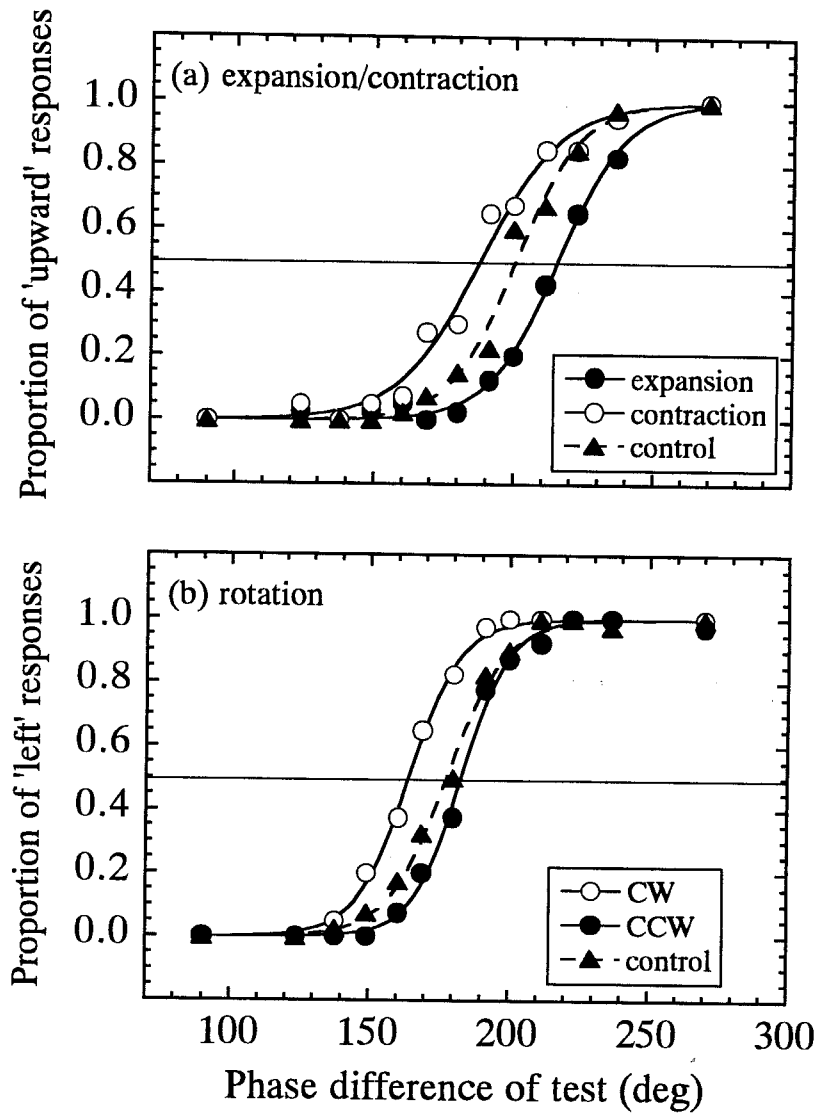
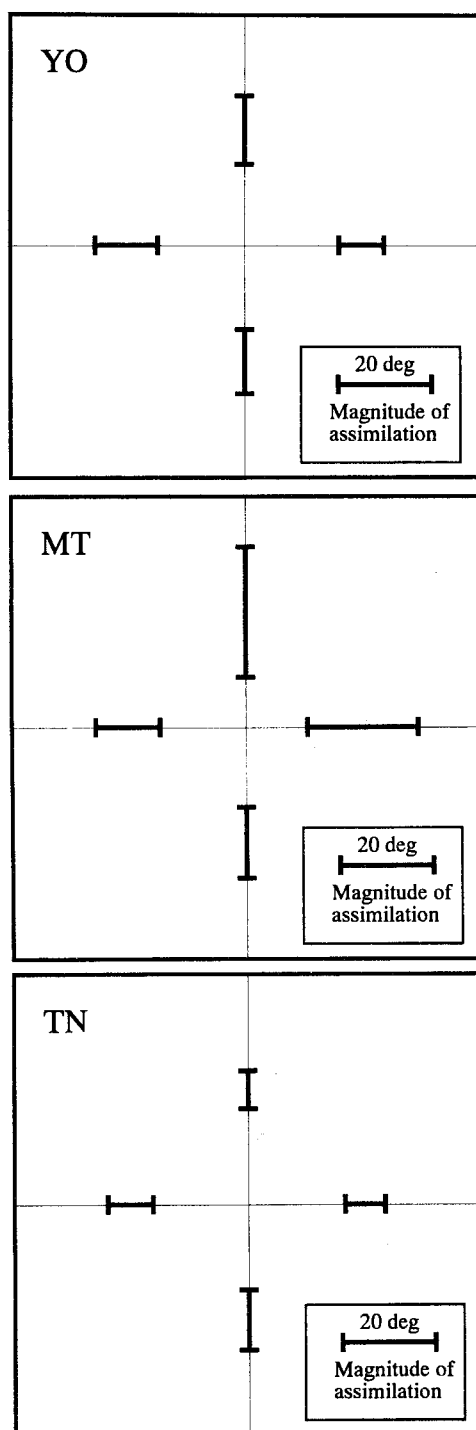


図4.3 P vs ϕ 関数の結果例

1名の被験者(YO)について、拡大／縮小、回転条件及び統制条件の P vs ϕ 関数の例を示す。テスト刺激の位置は下である。縦軸は、拡大／縮小条件(a)では「上」反応の割合を、回転条件(b)では「左」反応の割合を示す。実線及び破線で表示された曲線は(3.2)式を用いた最小自乗法による最適近似の結果である。

(a) expansion/contraction



(b) rotation

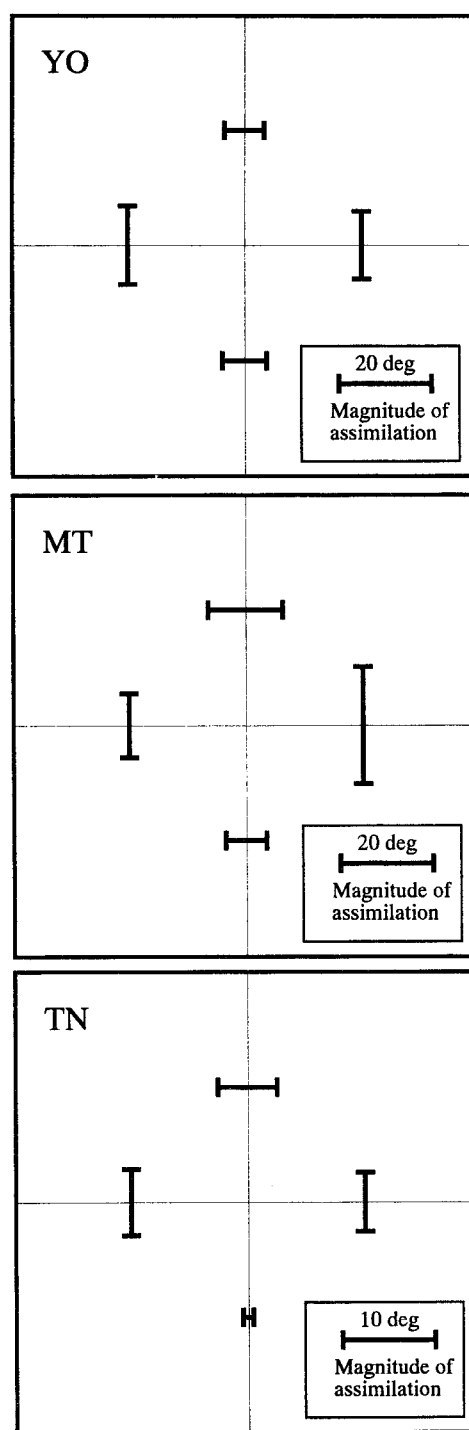


図4.4 拡大／縮小、回転条件における誘導量

3名の被験者について拡大／縮小条件(a)、回転条件(b)における誘導量を示す。各パネルの4本の線分は、それぞれの位置にテスト刺激を提示した場合の結果で、線分の長さが誘導量を表している。個々の誘導量は、2セッションのデータ(P vs ϕ , 関数の各データ点につき40試行)に基づいて求めたものであるが、被験者TNの回転条件で、テスト刺激の位置が右及び下の場合については8セッションの平均値である(詳細は本文参照)。

いて求めたものであるが、被験者TNの回転条件で、テスト刺激の位置が右及び下の場合については8セッションの平均値である(詳細は後述)。

図から明らかなように、拡大／縮小条件[図4.4(a)]では、全ての被験者、テスト刺激位置で明確な同化が得られている。テスト刺激位置を込みにした平均誘導量は、被験者YOで13deg (SD= 2.4deg)、MTで20deg (SD=6.9deg)、TNで10deg (SD=2.2deg)である。回転条件[図4.4(b)]では、被験者YO(平均=12deg; SD=4.1deg)、及びMT (平均=16deg; SD=7.0deg)については全てのテスト刺激位置で明らかに同化が生じているが、TNのテスト刺激位置が下の場合誘導量がかなり小さくなっている。この被験者の結果の有意性を検討するために、テスト刺激位置が下及び右の条件でさらに6セッションの測定を行い、合計8セッションのデータについてセッション毎に近似を行い(P vs ϕ , 関数の各データ点につき20試行)、誘導量の平均値を求めた。図4.4(b)のTNのデータはその平均値を示したものであるが、テスト刺激が右の場合が6.3deg (SD=2.2deg)、下の場合が1.7deg (SD=1.9deg)であった。平均値の95%信頼区間はそれぞれ、4.4~8.3deg、及び0.0~3.4degであった。以上の結果から、テスト刺激が右、及びそれと同程度の誘導量を示している左、上の場合については統計的に有意な同化が得られたと言える。一方、テスト刺激が下の場合についても、量的には小さいもののほぼ有意な同化が生じていると考えられる。

4. 2. 2. 2 1次元運動の同化

2名の被験者(YO、TN)について実施された並進・直交条件の結果のうち、並進条件の一部を図4.5に示す。被験者間で量的な差はあるものの、水平・垂直方向ともに全てのテスト刺激位置で明らかな同化が得られている。運動方向とテスト刺激位置を込みにした平均誘導量は、YOで15deg (SD=4.4deg)、TNで6deg (SD=2.6deg)である。一方、直交条件では運動方向とテスト刺激位置を込みにした平均値がYOで0.2deg(SD=1.5 deg)、TNで0.3deg(SD=1.3deg)であり、誘導刺激の効果はほとんど見られなかった(図は省略)。これは、テスト刺激と誘導刺激の運動方向が直交する場合には両者間に相互作用が見られないことを示すものである。

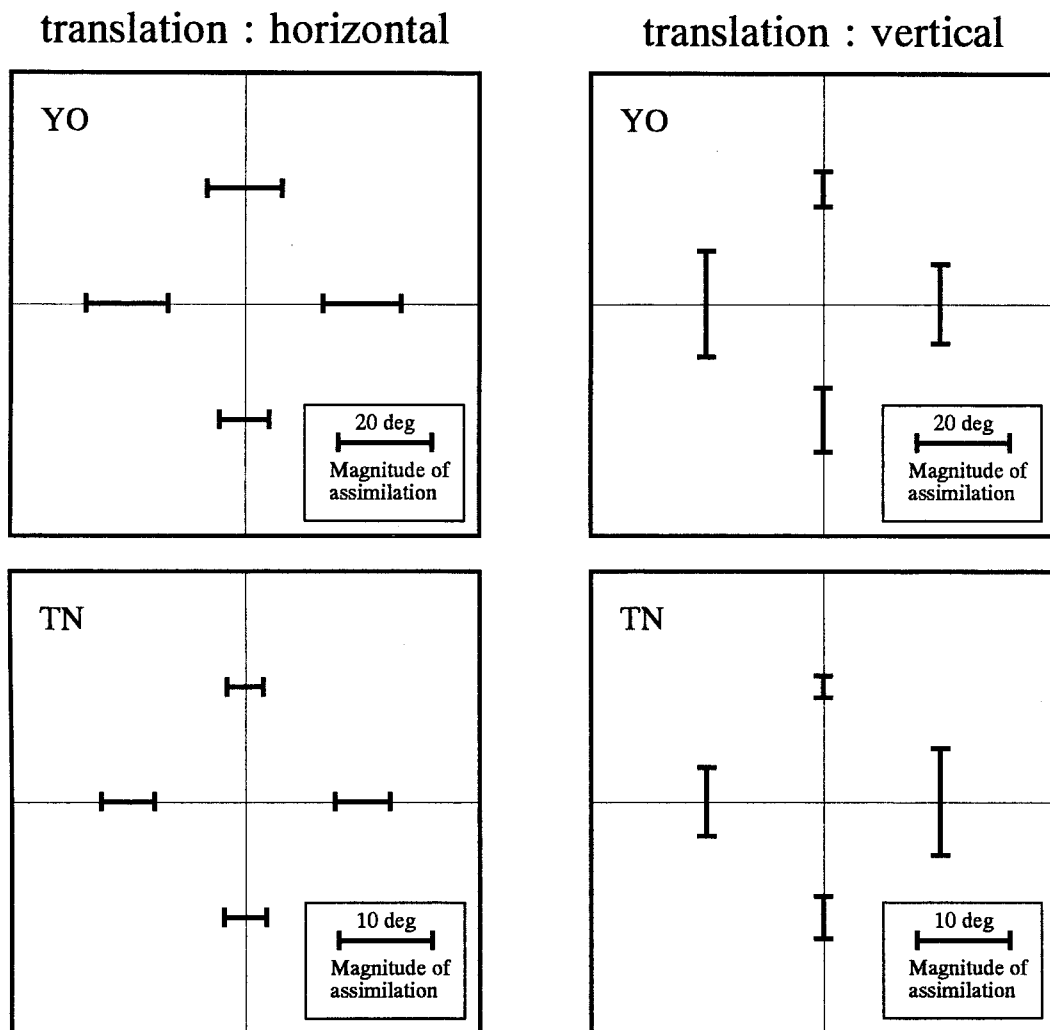


図4.5 並進条件における誘導量

並進条件の結果の一部を示す。左のパネルは水平運動(horizontal)、右のパネルは垂直運動(vertical)の結果である。

4. 2. 2. 3 補足実験：2次元運動の同化の角度特性

上述の実験で使用した1次元格子パターンでは、いわゆる「窓枠問題」による制約のために、復元可能な運動情報は格子パターンと直交する方向の成分のみである(Adelson & Movshon, 1982)。従って、仮に拡大／縮小及び回転条件で生じる同化の方向が、テスト刺激の運動方向と一致していない場合には、誘導量を過小評価することになる。拡大条件でテスト刺激を右に提示した場合を例にとると、誘導刺激による同化の方向が水平軸からずれている場合、今回の布置では真の誘導量の水平軸上への射影成分を測定していることになる。この点を検討するために、テスト刺激の方位を変数として補足実験を行った。テスト刺激の位置は右に固定し、テスト刺激の方位と直交する軸上での運動方向判断(右上／左下など)を求めた。その他の刺激条件、手続きは本実験と同様である。

2名の被験者(YO、TN)の結果を図4.6に示す。図の縦軸は誘導量、横軸はテスト刺激の方位と基準軸(拡大／縮小条件では垂直、回転条件では水平)との差(θ)を反時計回り方向を正として表示したものである。 $\theta=0\text{deg}$ のデータは図4.4からリプロットした。拡大／縮小、回転の両条件で、2名の被験者ともに $\theta=0\text{deg}$ で誘導量が最大となり、方位差の増加とともに誘導量は減少している。この結果は、誘導刺激による同化の方向が、テスト刺激位置での拡大／縮小、回転方向と一致していることを意味しており、本実験の結果が誘導量の評価として妥当であることを示すものである。また、TNの $\theta=-60\text{deg}$ 以外の条件では、テスト刺激の方位と基準軸が 60deg 離れた場合でも同化が消失していないことから、同化の角度選択性がかなり広いものであることも明らかになった。

4. 2. 3 考察

4. 2. 3. 1 2次元運動における同化のモデル

実験4-1で得られた拡大／縮小、回転条件における運動の同化は、従来提案されてきた、テスト刺激と個々の誘導パターン間の1次元運動情報の相互作用という枠組み(Nawrot & Sekuler, 1990; Murakami & Shimojo, 1993; Ido *et al.*, 1997; 本論文第3章)では説明が困難な現象であると考えられる。拡大／縮小、回転条件ともに、テスト刺激に隣接する誘導パターンの運動方向は、テスト刺激と直交している。直交条件で誘導刺激

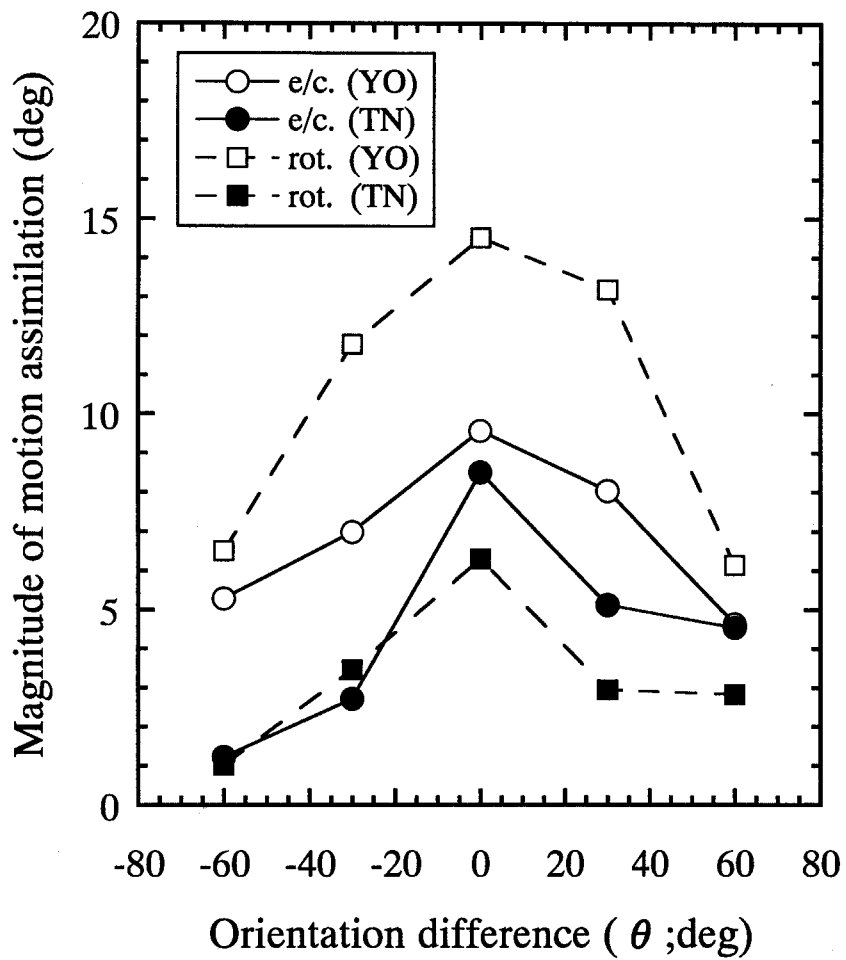


図4.6 拡大／縮小、回転条件における同化の角度特性

2名の被験者の結果を示す。図の縦軸は誘導量、横軸はテスト刺激の方位と基準軸(拡大／縮小条件では垂直、回転条件では水平)との差(θ)を反時計回り方向を正として示したものである。 $\theta=0\text{deg}$ のデータは図4.4からのリプロットである。

の効果がまったく見られなかったことを考慮すると、これら隣接する個々の誘導パターンが、それ自体でテスト刺激の見かけの運動方向に影響を及ぼしたとは考えにくい。また、テスト刺激と隣接しない誘導パターンの運動方向はテスト刺激と平行であるが、補足的観察によってこのパターンも単独ではテスト刺激の見かけの運動方向に影響を及ぼさないことが確認されている。さらに、同化の角度特性を検討した実験では、誘導刺激による拡大／縮小、回転運動のテスト刺激位置における運動方向成分と、テスト刺激の運動方向が一致した場合に誘導量が最大になることが示されている。以上の点から、実験4-1の結果は3つの誘導パターンが全体として生成する2次元運動情報が、テスト刺激の1次元運動情報に対して同化を引き起こしたことを示すものであると考えられる。

図4.7は、このような2次元運動情報と1次元運動情報の相互作用を説明するモデルを、拡大条件を例として図式的に示したものである。運動情報処理の第1段階では、特定の運動方向に選択性を持つ1次運動検出器によって、個々のパターンの1次元運動情報が検出される。第2段階では、異なる領域に受容野を持ち、方向選択性も異なる1次運動検出器の出力が統合され、刺激全体の2次元運動情報が生成される。拡大／縮小、回転運動だけでなく、並進運動についても適用可能なモデルとするために、ここではこのような高次運動検出器を大域運動検出器(global motion detector)と呼ぶ。低次運動検出器の出力を統合する大域検出器という考えは、拡大運動に限定したものではあるがSekuler (1992)によって既に提案されている。さらに、1次運動検出器の出力は、大域検出器の出力がバイアスとして加えられる(図中の Σ)ことによって、大域運動情報の各位置での運動方向成分と一致するように変化する。最後に、バイアスを受けた情報が判断過程(decision process)へと送られ、各パターン内の見かけの運動方向が決定される。

図4.7に示すように、テスト刺激を180deg移動(位相反転)させるとともに、各誘導パターンを90degまたは270deg移動させて拡大運動をさせる状況を例に考えると、第1段階では、テスト刺激に応答する1次運動検出器の出力は0に近く、この段階での局所的情報に基づく限り、テスト刺激の見かけの運動方向は曖昧である。一方、個々の誘導パターンは各位置での検出器を強く刺激し明確な運動情報を生じさせる。第2段階では、主に3つの誘導パターンに応答する1次運動検出器の出力を受けて拡大運動検出器が応答する。これにより、各位置の1次運動検出器の出力はパターン全体が拡大していると

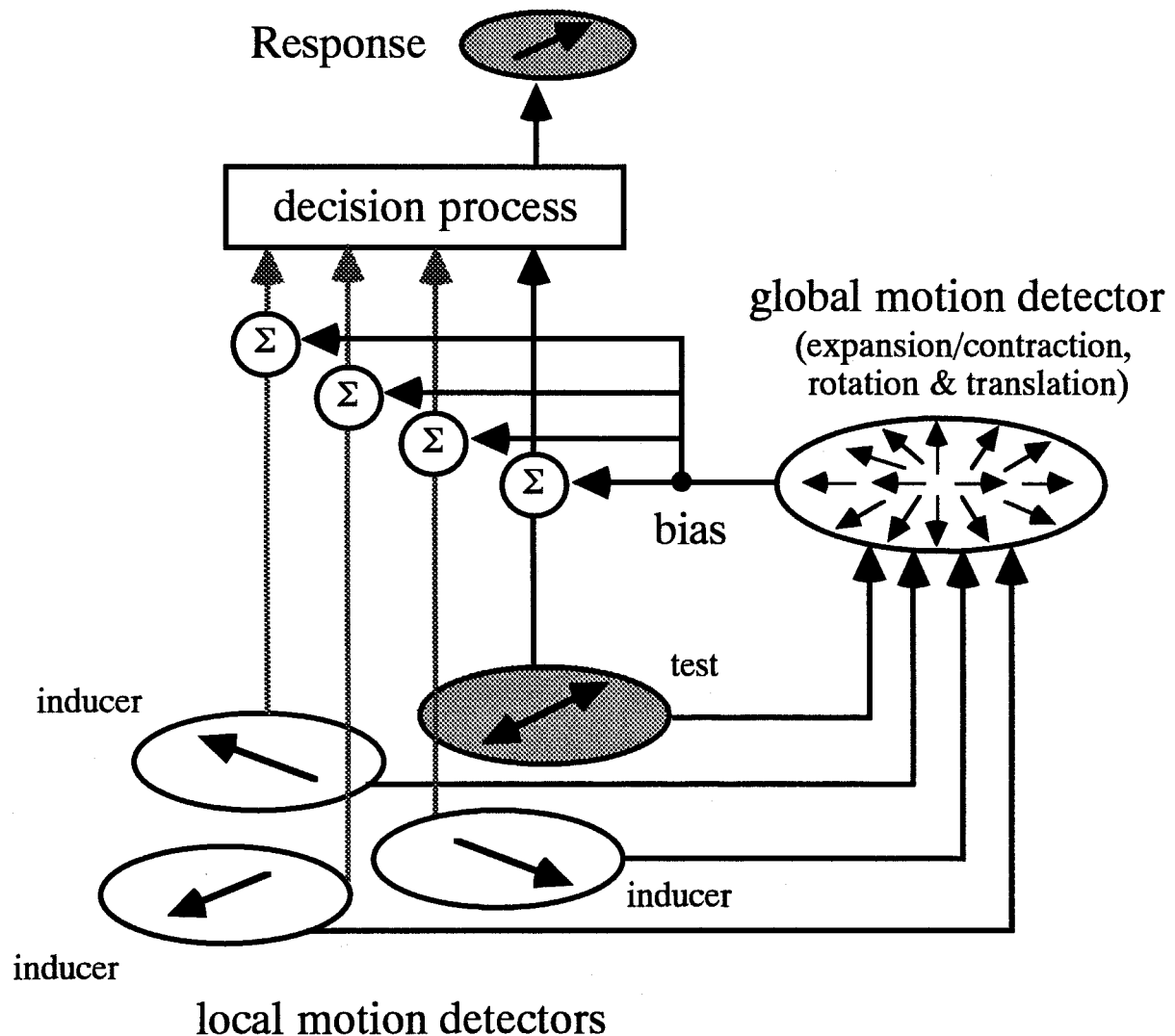


図4.7 2次元運動における同化のモデル

運動情報処理の第1段階では、特定の運動方向に選択性を持つ1次運動検出器(local motion detectors)によって、個々のパターン(test, inducer)の1次元運動情報が検出される。第2段階では、異なる領域に受容野を持ち、方向選択性も異なる1次運動検出器の出力が大域運動検出器(global motion detector)によって統合され、刺激全体の2次元運動情報が生成される。1次運動検出器の出力は、大域検出器の出力がバイアスとして加えられる(Σ)ことによって、大域運動情報の各位置での運動方向成分と一致するように変化する。最後に、バイアスを受けた情報が判断過程(decision process)へと送られ、各パターン内の見かけの運動方向に対する反応(Response)が生成される。

いう大域運動検出器の応答に一致するようバイアスを受ける。その結果、第1段階では曖昧であったテスト刺激に関する運動情報は、凝視点から離れる方向へのバイアスを受けることになり、拡大方向への同化が生じることになる。縮小条件、回転条件についても、それぞれの運動を検出する大域検出器を考えることにより同様の議論が成り立つ。第1段階から第2段階に至る運動情報の統合過程の詳細、及び相互作用(バイアス)が単純な加算的過程で記述可能か否かといった問題については現時点では明らかでないが、今回得られた拡大／縮小、回転条件の結果を説明するためには、図4.7のモデルで仮定したような、2次元・大域運動検出器と1次運動検出器との相互作用を考慮する必要がある。

このモデルはさらに、並進運動に選択的な大域運動検出器を仮定することにより第3章で検討した1次元運動における同化にも適用可能である。これは、図3.9に示した1次元運動における同化のモデルで仮定した運動情報の相互作用が、1次運動検出器間の直接的な加算過程ではなく、大域運動検出器を介した間接的なものである可能性を示唆するものである。1次元運動における同化が、2次元運動とは異なり1次運動検出器間の直接的な加算過程によるものか、あるいは2次元運動と同様大域運動検出器を介した間接的なものかを明らかにするためには、これら2種の運動における同化の刺激依存性を詳細に比較する必要がある。

4. 2. 3. 2 2次元・大域運動検出器の生理学的機構

図4.7のモデルにおける2次元・大域運動検出器に対応する生理学的機構としては、MST野の運動選択的神経細胞が考えられる。大脳視覚野における運動情報処理の最初期段階であるV1野の神経細胞は、比較的小さな受容野を持ち、受容野内に提示されるエッジに直交する運動成分のみに応答する。従って、この段階では局所的運動情報のみが抽出されており、いわゆる「窓枠問題」は解決されていない。次の段階であるMT野の細胞はV1野に比べ受容野が大きく、複数の局所的運動情報を統合し、2次元パターンの運動方向を検出している。例えば、plaid刺激を提示した場合、V1野の細胞はその最適方位と一致する、もしくはそれに近い要素パターンの運動にのみ応答するのに対し、MT野には要素パターンの運動だけでなく、これらを統合して得られるplaid刺激の運動方向に対して選択的応答を示す細胞が多く見られる。この段階では、局所的運動

情報の統合により「窓枠問題」が解決され2次元パターンの運動方向が決定される。ただし、その出力は上下・左右等パターンの1次元運動方向を表現するものにとどまっている。MST野の細胞はさらに大きな受容野を持ち、拡大／縮小、回転などの2次元運動に対する選択性を持つ。実験4-1の刺激布置との関係で考えると、個々の誘導パターンの1次元運動情報はMT野レベルの細胞により抽出可能であるが、誘導パターンが全体として生成する2次元運動情報はMST野レベルで初めて発現すると考えられる。従って、拡大／縮小、回転条件で得られた同化にMST野の神経細胞の応答が関与している可能性は高いと考えられる。

4. 2. 3. 3 単一パターンの方向弁別における異方性

図4.3の統制条件(▲)の結果を詳しく見ると、反応均衡点が回転条件ではほぼ180degであるのに対し、拡大／縮小では200deg近傍の値が得られている。統制条件では誘導刺激が提示されないことから、反応均衡点のこのような相違は、単一パターンの方向弁別特性がパターンの運動方向に依存して変化することを意味している。即ち、図4.3の回転条件の統制条件では、テスト刺激が凝視点の下に提示され、その位置で縦縞パターンが左右に移動するが、この場合には物理的均衡点と反応均衡点はほぼ一致している。縦縞パターンを用いた第3章の実験3-1の統制条件でも同様の結果が得られている(図3.2)。これに対し、拡大／縮小条件の統制条件では、同じ位置で横縞パターンが上下に移動するが、この場合には物理的均衡点ではパターンは90%程度の割合で下方向に運動して見えており、反応均衡点が物理的均衡点から大きく逸脱している。

このような結果が、測定上の誤差や個別の被験者に特有の反応傾向によるものではないことを確認するために、刺激提示位置とパターンの運動方向の効果を組織的に検討した。単一のGabor刺激を画面中央、上下・左右の5カ所のいずれかに提示し、水平・垂直運動のそれぞれについて実験4-1の統制条件と同様の手続きで反応均衡点を求めた。図4.8は3名の被験者について得られた反応均衡点と物理的均衡点(180deg)との差を、刺激位置と運動方向別に示したものである。データは3セッションの平均値であり、エラーバーは±1SDを示している。水平運動に関しては、多少の変動はあるものの、反応均衡点と物理的均衡点はほぼ一致しており、被験者間にも組織的な傾向は見られない[図4.8(a)]。一方、垂直運動では刺激位置が中央及び左右・下の場合に反応均衡点が物理的均

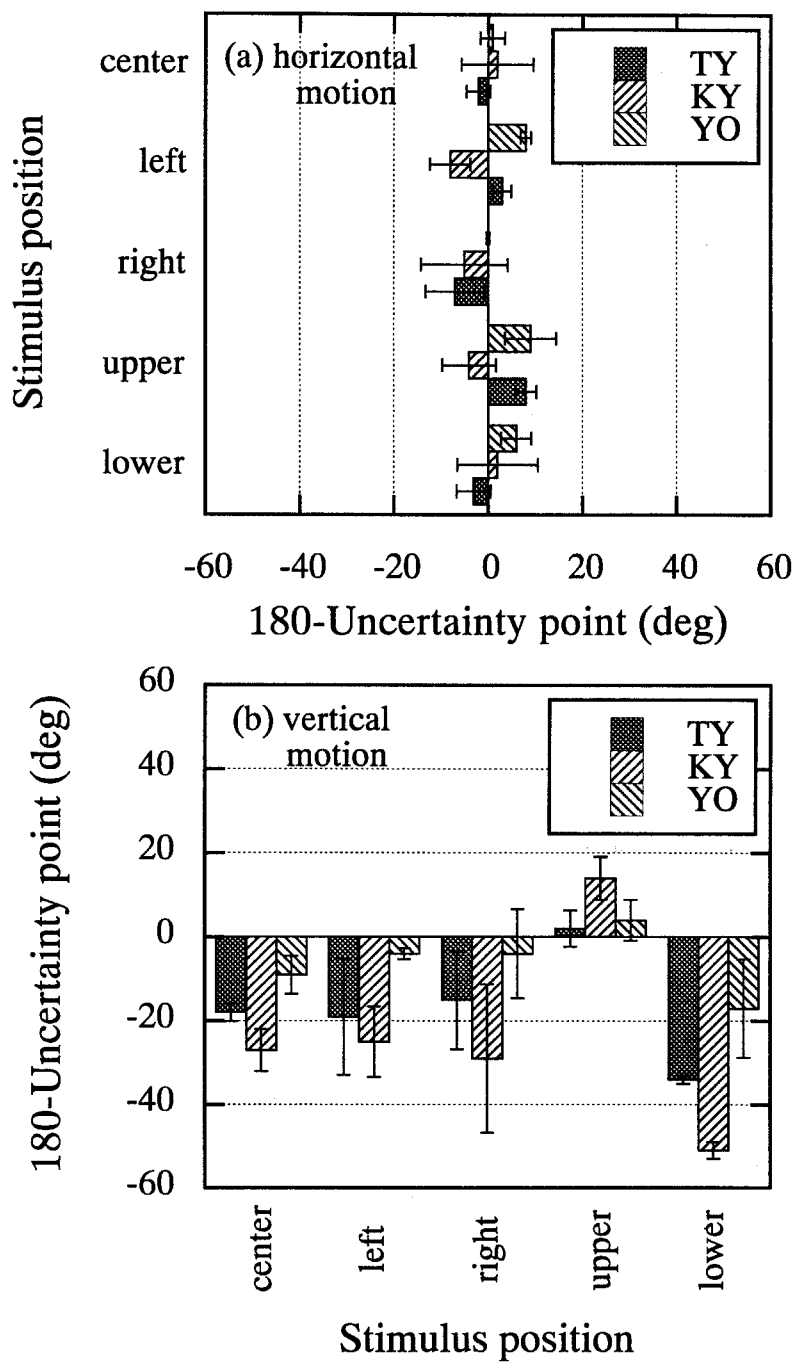


図4.8 単一パターンに対する反応均衡点の運動方向・提示位置依存性

3名の被験者について、水平(a)または垂直(b)方向に移動する単一のGabor刺激に対する反応均衡点と物理的均衡点(180deg)との差を、刺激提示位置別に示した。データは3セッションの平均値であり、エラーバーは $\pm 1SD$ を示している。

衡点より大きく、その差が負の値を示している[図4.8(b)]。これは、物理的均衡点では下方向の運動知覚が優勢となり、これを相殺するためには位相差を180degよりも大きくする、即ち物理的均衡点よりも上方向への移動距離を小さくする必要があることを意味している。刺激位置が上の場合には、このような非対称性は見られず、水平運動と同様の結果が得られている。この結果は、実験4-1の統制条件の結果を確認するとともに、単一パターンに対する方向弁別の異方性を示すものである。

この運動方向弁別における異方性は、通常の視環境での視覚的運動手がかりの特徴と関連して生じるものであると考えられる。対象物や地面などの視覚的手がかりは通常下半視野に多く存在し、前進歩行に伴って観察者に近づく方向、即ち視野の下方へと移動する。これに対し、上半視野には運動手がかりは比較的少なく、また左右方向の運動手がかりはほぼ均等に存在する(Gibson, 1979)。下半視野での非対称性は、視覚系がこのような視環境の特徴をより効率的にとらえるよう適応的に変化したことに起源を持つと考えられる。運動視に関する従来のモデルの多くは、運動方向弁別が対称性・等方性をもつという前提に立って構築されているが(例えば、Adelson & Bergen, 1985; van Santen & Sperling, 1985; Watson & Ahumada, 1985; Chubb & Sperling, 1988)、いくつかの研究では運動知覚における非対称性・異方性の存在が示されている(Georgeson & Harris, 1978; Ball & Sekuler, 1980; van de Grind, Koenderink, van Doorn, Milders & Voerman, 1993)。今回得られた結果は、これらの研究結果を支持するものであり、非対称性・異方性を考慮したモデルの拡張が必要であることを示すものである。

なお、運動の同化との関連で付言すれば、同化の誘導量は統制条件の反応均衡点と誘導刺激を付加した条件(拡大条件、縮小条件など)の反応均衡点の差の平均、もしくはこれと等価な、逆方向に運動する誘導刺激を付加した条件(拡大条件と縮小条件など)の反応均衡点の差の1/2として定義されている。従って、統制条件での反応均衡点の変移自体は誘導量の評価には影響しない。また、統制条件で非対称性が得られたテスト位置・運動方向での誘導量を見ても、図4.3(b)の様に P vs ϕ 関数の移動がやや非対称(半時計回り条件に比べ時計回り条件での移動が大きい)な場合がいくつかはあるものの、全体としては誘導刺激の運動方向による組織的な非対称性は生じていない。以上のことから、同化を媒介する過程と単一パターンの非対称性・異方性をもたらす過程は、それぞれ独立に機能していると考えられる。

4. 3 実験4-2：2次元運動における同化の 空間特性及び輝度コントラスト特性

拡大／縮小、回転運動に対して選択性を示すMST野の細胞の受容野サイズは大きく、受容野中心の偏心度にも依存するが、直径数10度に広がるものや、半視野全体をカバーするものもあることが報告されている。従って、図4.7で仮定した2次元・大域運動検出器がMST野の細胞に対応するものであるとすれば、2次元運動の同化の及ぶ空間範囲はかなり広いものであることが予測される。この点を検証するために、実験4-2ではまず2次元運動の同化の空間的限界について検討する。また2次元・大域運動検出器の受容野内における空間加重の効果が同化の誘導量に反映されるか否かを明らかにするために、空間的加算についても検討する。次に、輝度コントラスト・空間周波数等、1次元運動における同化の誘導量を規定する刺激要因が2次元運動の同化に対してどのような効果を持つのかを検討し、2次元・大域運動検出器の特性を解明する。さらに、1次元運動における同化の刺激依存性を2次元運動の特性と比較することにより、1次元運動の同化が1次元運動検出器間の直接的な加算過程によるものか、あるいは2次元運動と同様大域運動検出器を介した間接的なものかについても検討を進める。

4. 3. 1 方法

4. 3. 1. 1 刺激と装置

装置は実験4-1と同一のシステムを用いた。以下の実験の一部では、同一の刺激布置における2次元運動と1次元運動の同化の特性を直接比較するため、拡大／縮小、回転条件に加え、並進条件(水平、垂直)についてもデータを収集した。

空間範囲と空間的加算：刺激提示領域を拡大するため観察距離を44cmとしたが、各格子パターンの大きさは実験4-1と同一(3degrees)になるよう調整した。拡大条件について、刺激の空間配置を図4.9に示す。テスト刺激は灰色の円で示すように、画面中央から右3.5degreesの位置に提示した。テスト刺激の運動は誘導刺激の運動のタイプに応じて水平または垂直方向とした。

実験4-1の布置[図4.9(a)]を基準として、拡大／縮小、回転条件毎に2種の誘導刺激を用いた。1つは、'half-ring type'と呼ばれるもので、テスト刺激の反対側視野と正中線上

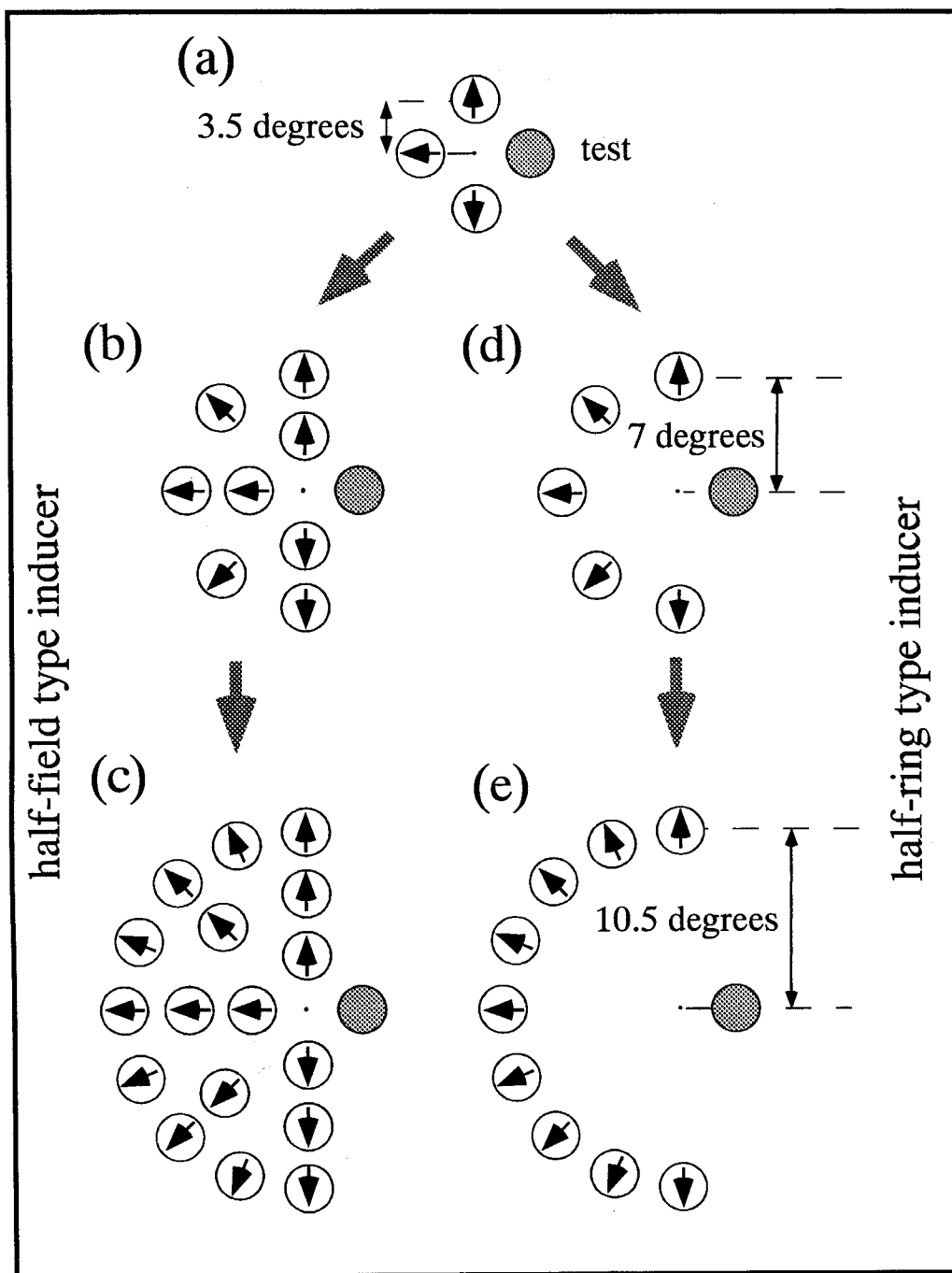


図4.9 実験4-2における刺激布置

実験4-1の布置[(a)]を基準として、拡大／縮小、回転条件毎に2種の誘導刺激を用いた。図は拡大条件の例である。'Half-ring type'では、テスト刺激の反対側視野と正中線上の半径7degreesまたは10.5degreesの半円上に、5個または9個の誘導パターンを提示した[(d)、(e)]。'Half-field type'では、(a)にhalf-ring typeの誘導刺激を加えた[(b)、(c)]。各円内の矢印は誘導パターンの移動方向を示している。各パターンの方角は運動方向と直交している。縮小、回転条件についても同様に誘導パターンの運動方向と方角を調整し、全体として縮小、回転運動をするよう刺激を作成した。

の半径7degreesまたは10.5degreesの半円上に、5個または9個の誘導パターンが提示される[図4.9(d)、(e)]。他の1つは、'half-field type'と呼ばれるもので、実験4-1のパターンにhalf-ring typeの誘導刺激を加えたものである[図4.9(b)、(c)]。各円内の矢印は誘導パターンの移動方向を示している。各パターンの方位は運動方向と直交している。縮小、回転条件についても同様に誘導パターンの運動方向と方位を調整し、全体として縮小、回転運動をするよう刺激を作成した。

実験4-1の刺激布置からの自然な拡張としては、誘導パターンを全円周上に提示する'full type'の誘導刺激が考えられるが、これを用いた場合に得られる同化には1次元運動による成分が含まれる。例えば、図4.9(b)、(c)のパターンにテスト刺激側視野の誘導パターンを加えた'full-field type'の誘導刺激を用いた場合、テスト刺激近傍の誘導パターンはほぼ右方向に移動することになり、実験4-1の並進条件及び角度特性の結果から、テスト・誘導刺激間で1次元運動成分による同化が生じることは明らかである。これに対し、half typeでは、各誘導パターンの持つ1次元運動成分のうち、テスト刺激の運動方向と平行なものは左方向のみであり、2次元成分による同化の方向(拡大方向、即ちテスト刺激位置では右方向)とは逆となっている。従って、この刺激布置でテスト刺激に対して右方向の誘導が生じた場合、その効果は誘導刺激の2次元運動成分のみによって引き起こされたものと考えることが出来る。なお、'full type'の誘導刺激については補足実験でその効果を検討する。

予備的測定によって、空間周波数を偏心度に応じてスケールすることで、同一周波数を用いた場合に比べ2次元運動の知覚がより明確となり、それに対応して誘導量が大きくなることが示された。そこで、実験4-2では各パターンの周波数を提示位置の偏心度にはほぼ反比例して減少させた。即ち、偏心度3.5degreesでは2.6cpd(テスト刺激も含む)、7degreesでは1.3 cpd、10.5degreesでは0.65 cpdとした。これらの周波数を使用することにより、全ての刺激位置で2サイクル以上の格子パターンが提示される。

空間的周波数特性：実験4-1と同一の刺激布置(図4.1)を用いた。観察距離も同一(88cm)である。画面の平均輝度は10cd/m²、輝度コントラストは30%とした。テスト刺激の空間周波数は1.3cpdとし、誘導刺激の空間周波数を0.65cpdから3.3cpdまでの範囲で6段階に変化させた。

輝度コントラスト特性：図4.9(a)と同一の刺激布置を用いた。観察距離は44cmである。

テスト・誘導刺激の空間周波数はともに1.3cpd、画面の平均輝度は29cd/m²とした。テスト刺激の輝度コントラストは、5、10、20、40%のいずれかとし、テスト刺激と誘導刺激の輝度コントラスト比(誘導刺激のコントラスト/テスト刺激のコントラスト：単位は%)が0.25、0.5、1、2、または4となるよう誘導刺激の輝度コントラストを設定した。

4. 3. 1. 2 手続き

空間範囲と空間的加算：図4.9の刺激布置では、特にhalf-ring typeの誘導刺激でテスト刺激との距離の増加に伴い誘導量が減少することが予測される。同化の空間的限界は誘導が消失する距離として定義されるため、誘導量に関する統計的検証が必要となる。

そこで、拡大／縮小、回転条件について、図4.9に示す5種全ての刺激布置毎に5～8セッションを行い、セッション別の誘導量を求め、その平均と95%信頼区間を計算した。

空間的周波数特性：拡大／縮小、回転、並進(水平・垂直)の各条件について、誘導刺激の空間周波数(6種)毎に1セッションを行った。

輝度コントラスト特性：拡大／縮小、回転、並進(水平)の各条件について、テスト・誘導刺激の輝度コントラストの組み合わせ(14種)毎に1セッションを行った。

その他の手続きは実験4-1と同様である。

4. 3. 1. 3 被験者

実験4-1の3名(YO、MT、TN)に加え、あたりに3名(TRY、TSY、TS)が被験者として参加した。TRY、TSY、TSはいずれも実験の目的を知らされていなかった。TRYは裸眼正常視、TSYとTSはコンタクトレンズによる矯正視である。

4. 3. 2 結果

4. 3. 2. 1 空間範囲と空間的加算

2名の被験者(YO、MT)の結果を図4.10に示す。各パネルの横軸は最外側の誘導パターンの偏心度、縦軸は平均誘導量、データ点に付されたエラーバーは平均値の95%信頼区間である。なお、いくつかの条件では、エラーバーの重なりを避けるためデータ点を横方向に移動してある。

同化の空間範囲について検討するために、まずhalf-ring typeの結果(○、□)に注目す

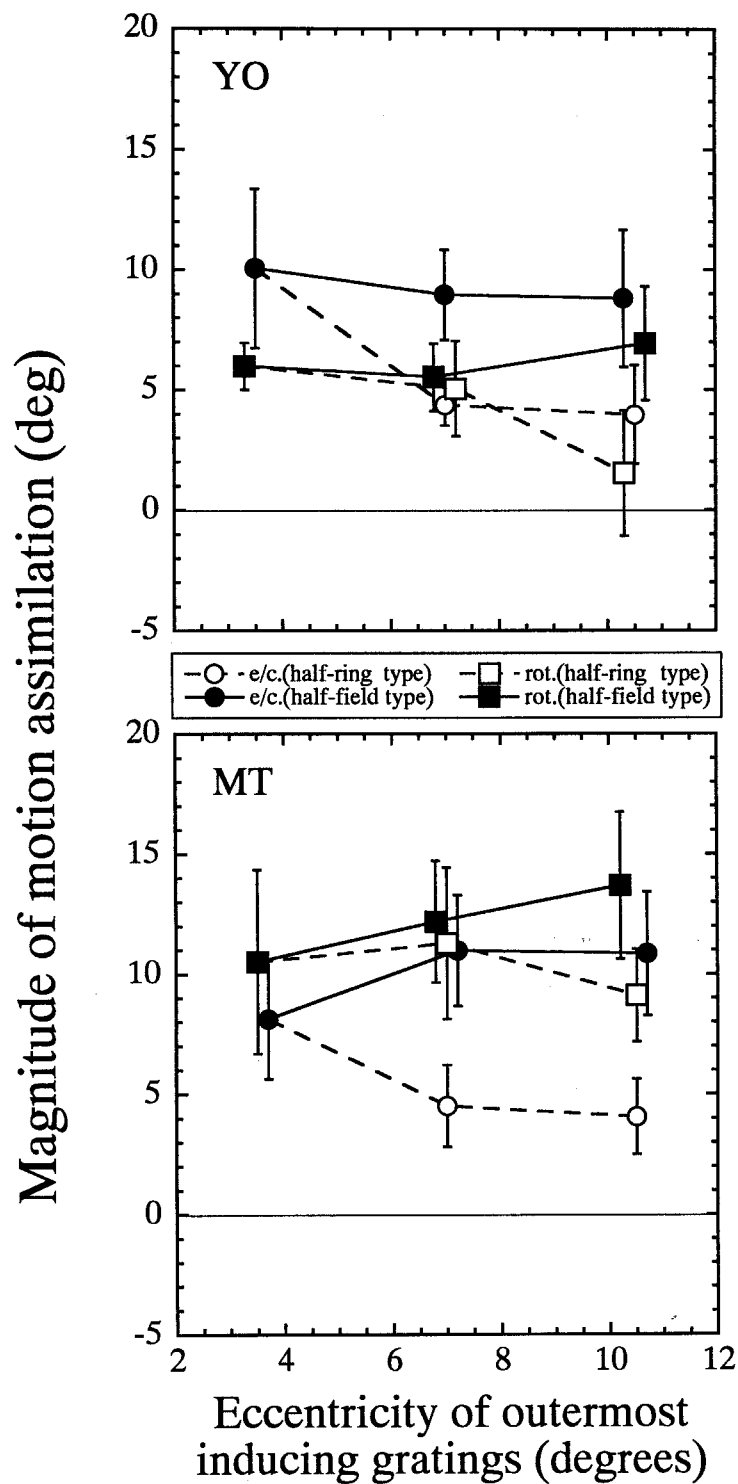


図4.10 拡大／縮小、回転条件における同化の空間範囲と空間的加算特性

2名の被験者の結果を示す。各パネルの横軸は最外側の誘導パターンの偏心度、縦軸は平均誘導量、データ点に付されたエラーバーは平均値の95%信頼区間である。いくつかの条件では、エラーバーの重なりを避けるためデータ点を横方向に移動してある。

ると、拡大／縮小条件では両被験者とも偏心度3.5degreesから7degreesにかけて誘導量が減少し、7degreesから10.5degreesの範囲ではほぼ一定の値に落ちついている。回転条件では、YOについては偏心度の増加とともに誘導量が減少する傾向が見られるが、MTでは全ての偏心度で誘導量は有意な変化を示していない。95%信頼区間を基準として、拡大／縮小条件では両被験者とも10.5degreesまで有意な同化が得られている。回転条件では、YOで7degreesまで、MTで10.5degreesまで有意な同化が得られている。

half-field typeの結果(●、■)は、誘導パターンの個数(もしくは総面積)を増加させても、被験者YOでは誘導量がほとんど変化せず、MTでもごくわずかな増加しか見られないことを示している。これは、単独で提示した場合同化を生じさせる偏心度7degrees及び10.5degreesの誘導パターン(half-ring typeの結果を参照)を同時に提示しても誘導量が増加しない、即ち同化の空間的加算が生じないことを意味している。

4. 3. 2. 2 空間周波数特性

3名の被験者(YO、TRY、TSY)の結果を図4.11に示す。各パネルの横軸は誘導刺激の空間周波数、縦軸は誘導量である。図中のシンボルは拡大／縮小、回転、並進(水平・垂直)条件の結果を示している。3名の被験者の全体的傾向は良く一致しており、拡大／縮小、回転両条件で誘導刺激の空間周波数の増加とともに誘導量が減少するという明確な低空間周波数優位性が得られている。また、並進条件の結果も低空間周波数優位性を示しており、Ramachandran & Cavanagh (1987)、Ido *et al.* (1997)の結果を確認するものとなっている。拡大／縮小、回転条件と並進条件の結果を量的に比較しても、被験者や誘導刺激の空間周波数により多少の変動は見られるが、条件間に組織的な差は見られない。この結果から、1次元及び2次元運動の同化の空間周波数特性はほぼ同じと言える。

4. 3. 2. 3 輝度コントラスト特性

被験者YOの結果とTN、TSの結果をそれぞれ図4.12A、Bに示す。2次元運動については、YOは拡大／縮小、回転両条件で、TNとTSはいずれか1条件で実験を行った。1次元運動については3名とも並進(水平)条件で実験を行った。各パネルの横軸はテスト・誘導刺激間の輝度コントラスト比(誘導刺激のコントラスト／テスト刺激のコントラ

Magnitude of motion assimilation (deg)

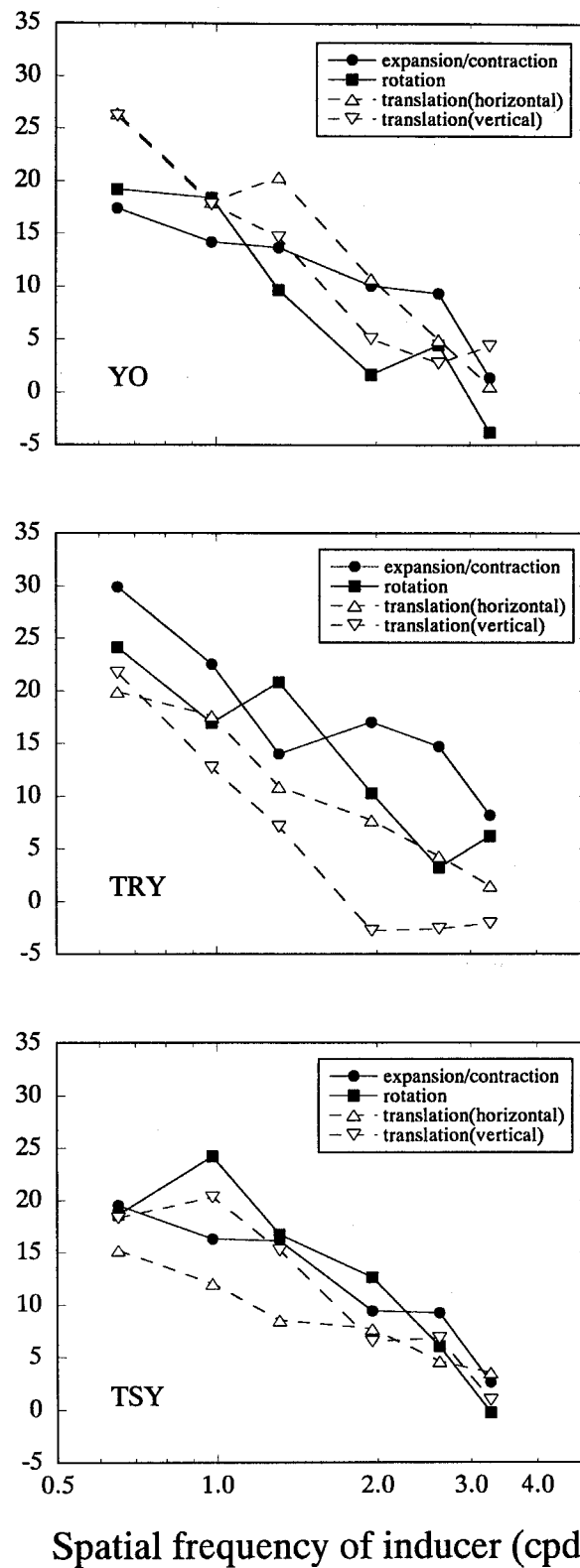


図4.11 拡大／縮小、回転、並進条件における同化の空間周波数特性

3名の被験者の結果を示す。各パネルの横軸は誘導刺激の空間周波数、縦軸は誘導量である。図中のシンボルは拡大／縮小、回転、並進(水平・垂直)条件の結果である。

Magnitude of motion assimilation (deg)

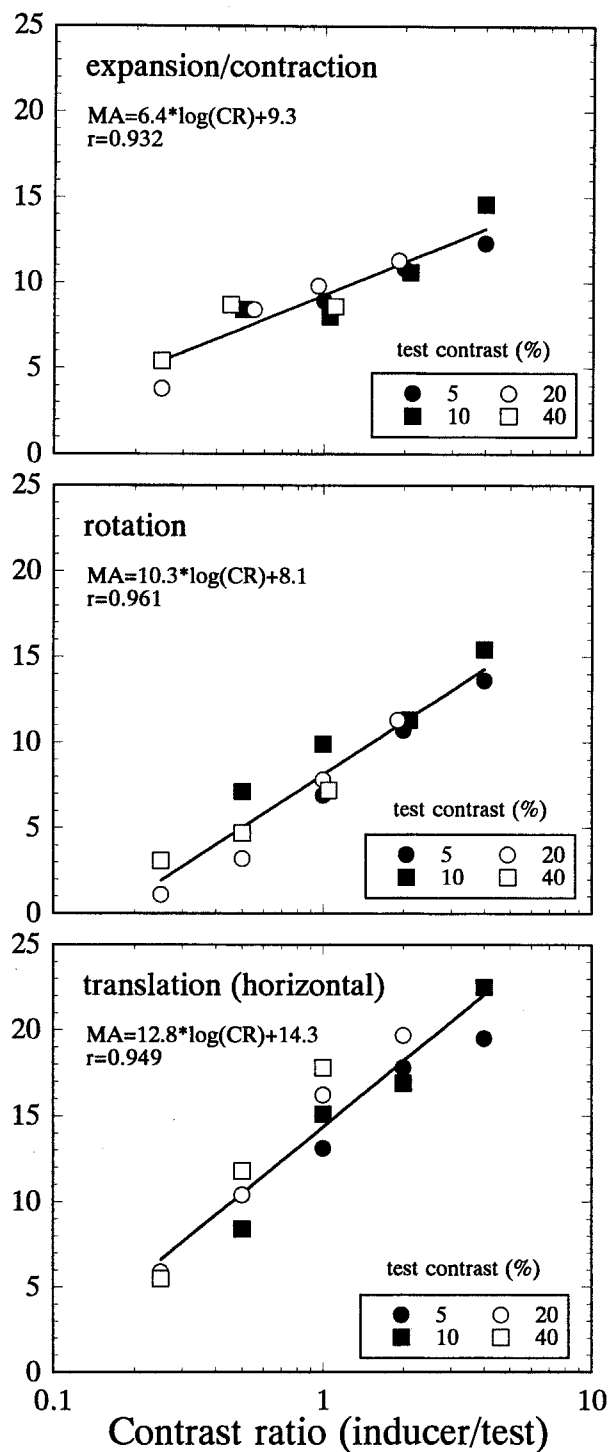


図4.12A 拡大／縮小、回転、並進条件における同化の輝度コントラスト特性

被験者YOの結果を示す。各パネルの横軸はテスト・誘導刺激間の輝度コントラスト比(誘導刺激のコントラスト／テスト刺激のコントラスト：単位は%)、縦軸は誘導量である。各シンボルは異なるテスト刺激の輝度コントラストに対するデータである。また、各パネルの実線は式(3.4)により誘導量を輝度コントラスト比の対数値の関数として線形近似した結果を示している(最適パラメータ値はパネル中の式を参照)。

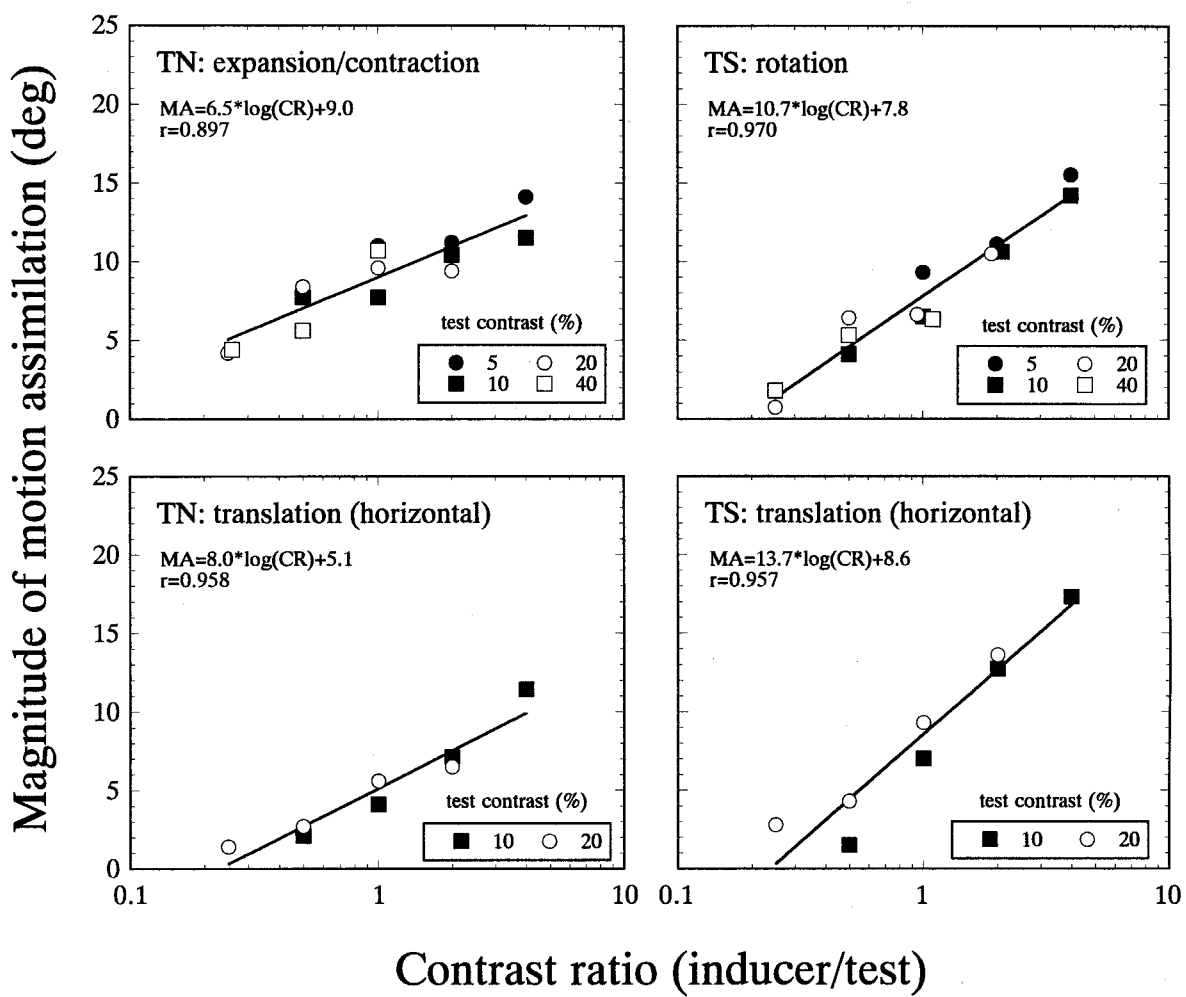


図4.12B 拡大／縮小、回転、並進条件における同化の輝度コントラスト特性
 被験者TN、TSの結果を示す。図の表示法は図4.12Aと同様である。

ト)、縦軸は誘導量である。各シンボルは異なるテスト刺激の輝度コントラストに対するデータである。また、各パネルの実線は式(3.4)により誘導量を輝度コントラスト比の対数値の関数として線形近似した結果を示している(最適パラメータ値はパネル中の式を参照)。

3名の被験者いずれについても拡大／縮小、回転、並進全ての条件で誘導量は輝度コントラスト比の増加とともに直線的に増加しており、テスト・誘導刺激間の相対コントラスト(の対数値)で記述可能である。空間周波数特性と同様、ここでも1次元運動、2次元運動間に定性的な差は見られない。この結果を実験3-1[図3.8(a)、(b)]と比較すると、近似関数の傾き及び切片のパラメータに反映されているように、各コントラスト比毎の誘導量、コントラスト比の増加に伴う誘導量の増加の程度ともに今回の方が明らかに小さくなっている。両実験に参加した同一の被験者(YO)で明確な差が見られること、また両実験ともテスト・誘導刺激の空間周波数はほぼ等しい(実験3-1では1.1cpd、今回は1.3cpd)ことから、このような相違が、個人差及び空間周波数要因によるものとは考えにくい。一方、テスト・誘導刺激間の距離は、今回の実験では最小(隣接するテスト刺激・誘導パターンの外縁間)でも1.9degreesであるのに対し、実験3-1の刺激布置では0.13degreesとなっている。テスト・誘導刺激間の距離を大きくすると同化による誘導量が減少することから(大谷, 1994)、図4.12と図3.8の相違は距離の効果である可能性が高い。いずれにせよ、同一の布置で比較するかぎり、1次元及び2次元運動の同化の輝度コントラスト特性は定量的にもほぼ一致していると言える。

4. 3. 3 補足実験：'full type'、'pseudo-full type'の誘導刺激による同化

実験4-2の空間範囲と空間的加算の測定では、2次元運動情報による同化について検討するためにhalf typeの誘導刺激を用いた。これは、テスト刺激近傍の誘導パターンによる1次元情報の寄与を排除することを意図したものであるが、日常的な場面での運動知覚における同化の役割を明らかにするという観点からは必ずしも最適な刺激事態とは言えない。前進歩行や眼球・頭部を動かすといった観察者の動作に伴う網膜画像の2次元的な動きは、通常視野全体に広がっている。また、視野内を移動する対象内部の各領域は周囲の領域に取り囲まれて存在しており、対象全体の2次元運動情報だけでなく、対象内部の隣接領域からの1次元情報の影響を常に受けている。そこで、このような1

次元・2次元運動情報がともに寄与しうる状況での同化の空間特性について検討するために、full typeの誘導刺激を用いた補足実験を行った。また、half-field typeの誘導刺激で同化の空間的加算が見られなかった点についてさらに検討するために、full typeの誘導刺激でテスト刺激近傍の誘導パターンを位相反転させる条件についても実験を行った。

4. 3. 3. 1 方法と被験者

補足実験1では、誘導パターンをテスト刺激視野側にも提示する'full type'の誘導刺激を用いた。拡大条件について刺激布置を図4.13に示す。'Full-ring type'では、半径7 degrees または10.5degreesの全円周上に、8個または16個の誘導パターンが提示された。各誘導パターンの位相差は90degまたは270degに固定し、その方位と運動方向を調整して全体として拡大運動をするよう刺激を作成した。'Full-field type'では、full-ring typeの誘導刺激を同時に提示した。縮小、回転条件についても同様にパターン全体として縮小、回転運動をするよう刺激を作成した。被験者は本実験に参加した3名(YO、MT、TN)と他の1名(SW)の計4名である。SWは眼鏡による矯正視で、実験の目的を知らされていなかった。

補足実験2では、テスト刺激視野側の誘導パターンの位相差を180degとした'pseudo-full type'の誘導刺激を用いた。拡大条件について刺激布置を図4.14に示す。誘導パターンのうち、「・」で示されたものが位相差180degのパターンで、これらは単独で提示すると見かけの運動方向は曖昧である。従って、pseudo-full typeの誘導刺激は、テスト刺激近傍に明確な運動情報を持つパターンが存在しないという点では実験4-2で用いたhalf typeの誘導刺激と等価である。被験者はYOとMTの2名である。

補足実験1、2ともに図4.13、4.14に示す5条件について各2セッションを行い、2セッション分のデータを込みにして誘導量を求めた。

4. 3. 3. 2 結果

Full typeの誘導刺激の効果：4名の被験者(YO、MT、TN、SW)の結果を図4.15に示す。拡大／縮小条件、回転条件のいずれについても、ring type、field typeの誘導刺激による誘導量は図4.10にくらべ大きく増加しており、テスト刺激視野側のパターンが強

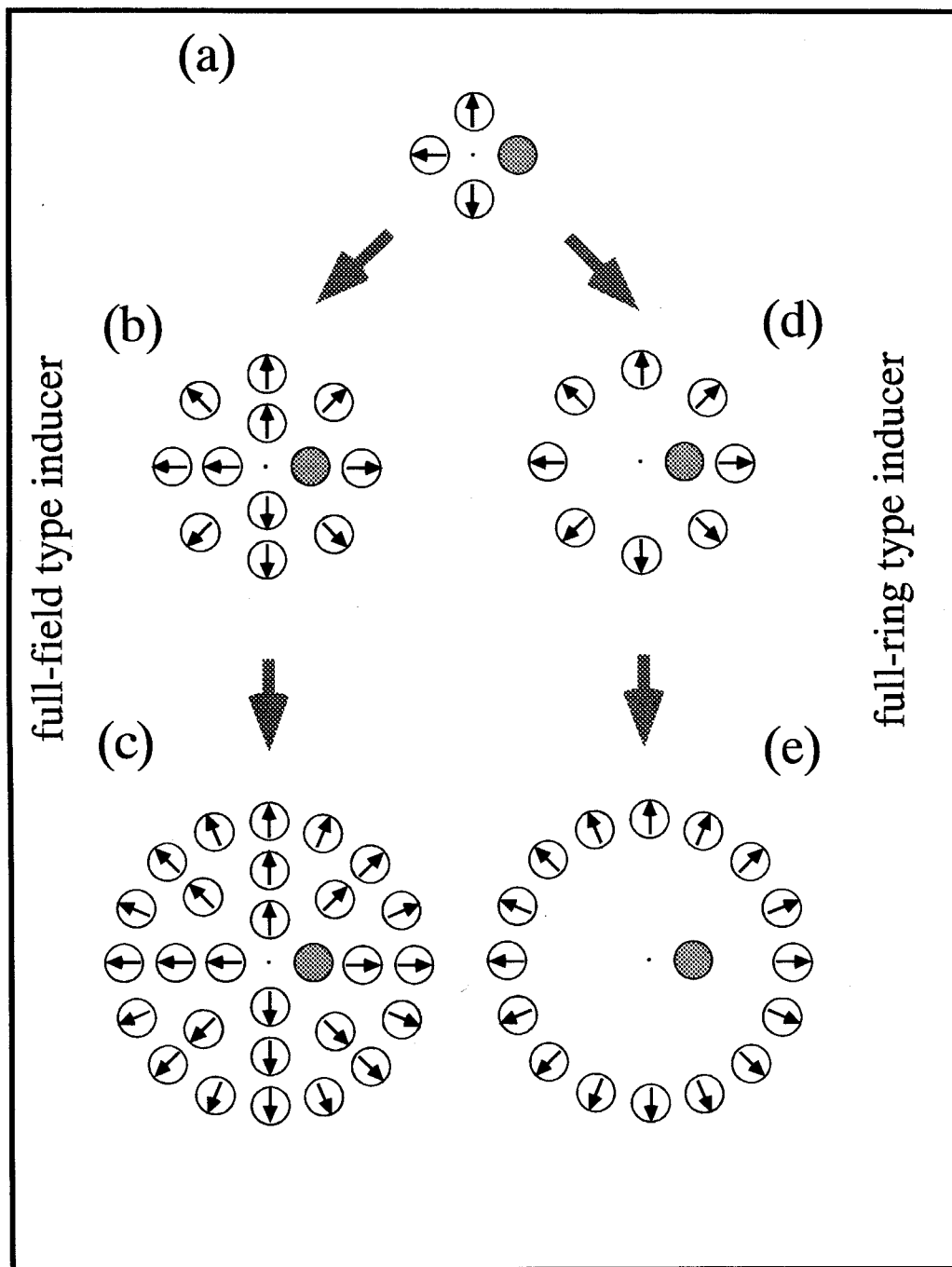


図4.13 補足実験1における刺激布置

実験4-1の布置[(a)]を基準として、拡大／縮小、回転条件毎に2種の誘導刺激を用いた。図は拡大条件の例である。'Full-ring type'では、半径7degreesまたは10.5degreesの全円上に、8個または16個の誘導パターンを提示した[(d)、(e)]。'Full-field type'では、(a)にfull-ring typeの誘導刺激を加えた[(b)、(c)]。各円内の矢印は誘導パターンの移動方向を示している。各パターンの方位は運動方向と直交している。縮小、回転条件についても同様に誘導パターンの運動方向と方位を調整し、全体として縮小、回転運動をするよう刺激を作成した。

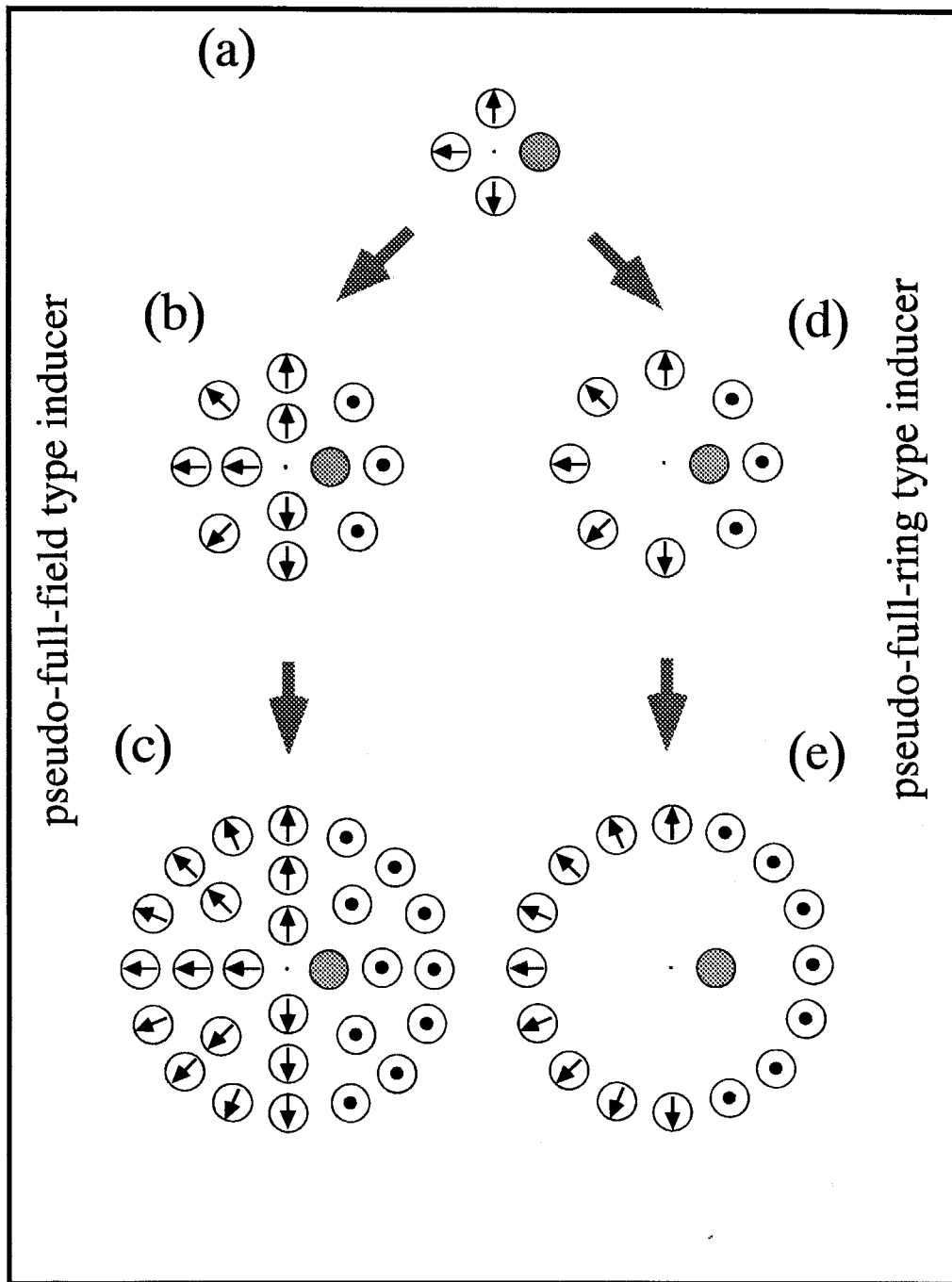


図4.14 補足実験2における刺激布置

実験4-1の布置[(a)]を基準として、拡大／縮小、回転条件毎に2種の誘導刺激を用いた。図は拡大条件の例である。'Pseudo-full-ring type'、'pseudo-full-field type'ともに、テスト刺激視野側の誘導パターン有位相差を180degとした。「・」で示されたものが位相差180degのパターンである。

い影響を及ぼしていることが明らかである。Full-ring typeの誘導刺激では、4名の被験者ともに拡大／縮小、回転両条件の誘導量が偏心度3.5degreesから7degreesにかけて増加し、10.5degreesでは減少する傾向を示している。ただし、偏心度10.5degreesでも誘導量は10degから30degにおよんでおり、明確な同化が生じている。偏心度3.5degreesから7degreesにかけての誘導量の増加は、テスト刺激とは反対側視野の誘導パターンからの同化は減少するものの(図4.10参照)、同側視野のテスト刺激近傍に提示される誘導パターンが1次元・2次元運動の両レベルで効果を及ぼし、結果として大きな同化を生じさせたためであると考えられる。偏心度7degreesから10.5degreesにかけての減少は、上述の効果よりもテスト刺激と誘導パターンの距離の増加による誘導量の減少が大きくなったためであろう。

Full-field typeの誘導刺激でも、全ての被験者で拡大／縮小、回転両条件の偏心度3.5degreesから7degreesにかけて誘導量が増加している。このうち3名(YO、MT、SW)では偏心度10.5degreesでの誘導量が7degreesとほぼ等しく誘導量が飽和している。一方、他の1名(TN)では、誘導量が10.5degreesまで直線的に増加している。この結果は、full-field typeの誘導刺激では、ある範囲で同化の空間的加算が生じていることを意味するものである。空間的加算の量的特性を検討するために、偏心度7degrees及び10.5degreesのデータについて、次式で定義されるsummation index (s)を求めた。

$$s = MA_{field} / \sum MA_{ring}$$

ここで、 MA_{field} はfield typeの誘導刺激による誘導量、 MA_{ring} はfield typeの誘導刺激を構成する個々のring typeの誘導刺激による誘導量であり、完全な加算*が生じた場合sは1となる。図4.16は拡大／縮小条件、及び回転条件におけるsummation indexを示したものであるが、全ての被験者で1未満の値が得られており、空間的加算が完全ではないことがわかる。

以上の結果から、1次元運動と2次元運動の成分を含むfull typeの誘導刺激では、同化の効果はhalf typeよりもさらに大きく、また完全ではないが明確な空間的加算が生じると言える。

*例えば、偏心度7.5degreesのfield-typeの誘導刺激による誘導量が、偏心度3.5degreesの誘導刺激と偏心度7.5degreesのring-typeの誘導刺激それぞれによる誘導量の和と一致する場合、加算は「完全」である。

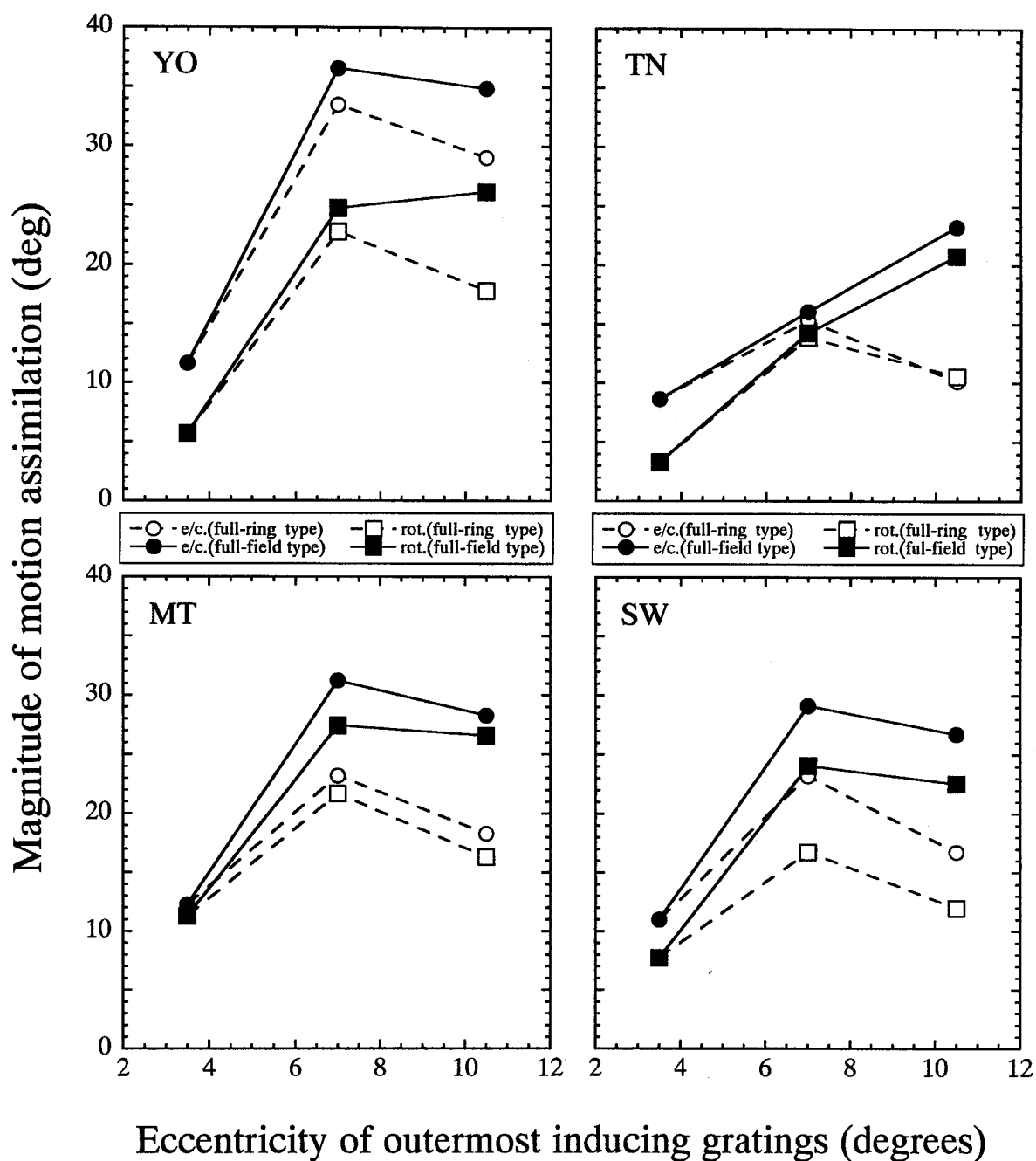


図4.15 Full typeの誘導刺激による同化の空間範囲と空間的加算特性

4名の被験者について、full typeの誘導刺激による結果を示す。各パネルの横軸は最外側の誘導パターンの偏心度、縦軸は誘導量である。

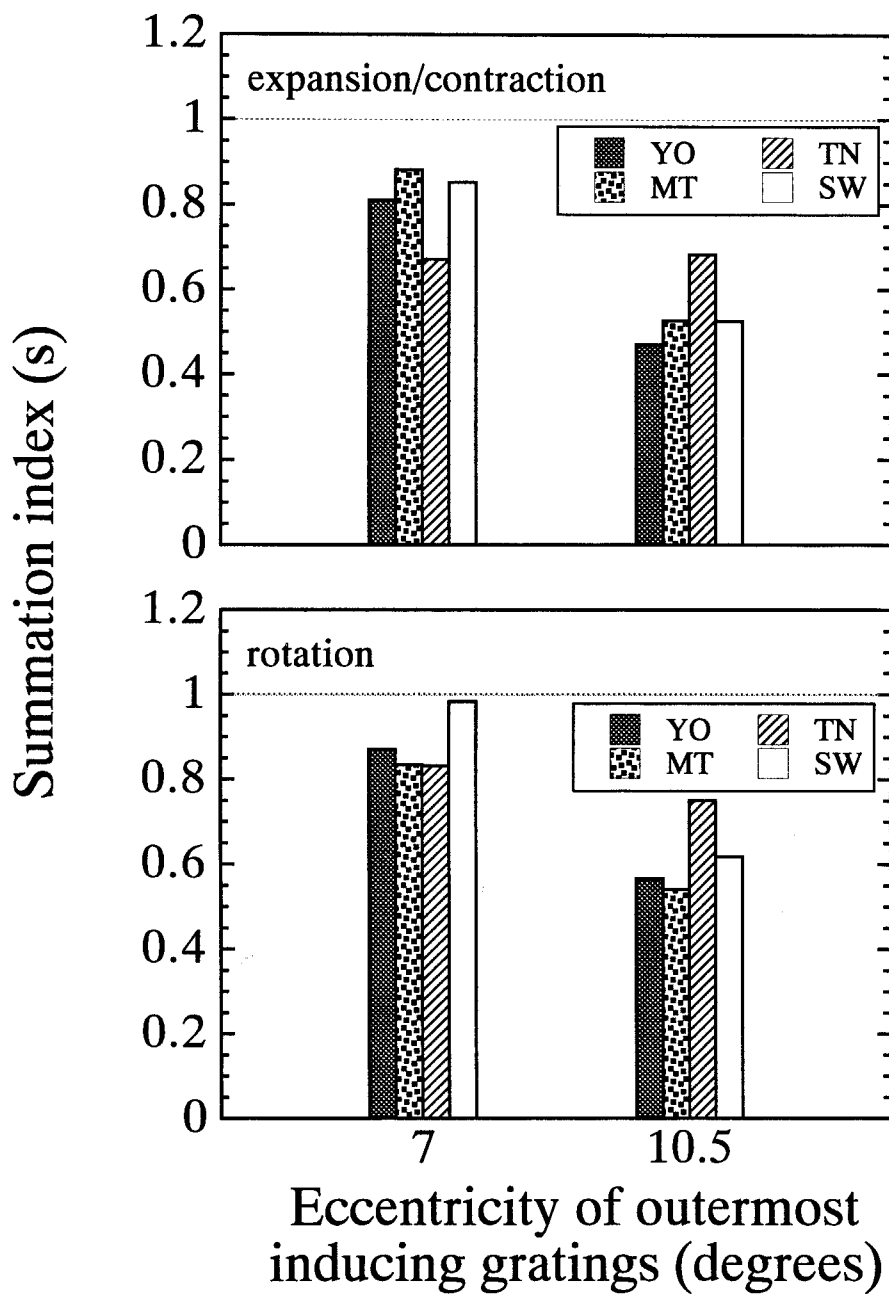


図4.16 拡大／縮小、回転条件における同化のsummation index

4名の被験者について、full typeの誘導刺激による誘導量をもとに、空間的加算の効率を示すsummation indexを求めた結果を示す。summation indexの定義は本文参照。

Pseudo-full typeの誘導刺激の効果：2名の被験者(YO、MT)の結果を図4.17に示す。

各被験者ともに、pseudo-full-field typeの誘導刺激による誘導量は、拡大／縮小、回転両条件で偏心度の増加とともに増大しており、特にMTでは図4.15示したfull-field typeと同程度の値が得られている。pseudo-full-ring typeの誘導刺激については、偏心度3.5degreesから7degreesにかけてやや増加し、10.5degreesではほぼ3.5degreesの水準にもどる傾向を示している。pseudo-full-field type、pseudo-full-ring typeともに、定性的にはhalf type(図4.10)よりもむしろfull type(図4.15)に近い結果となっている。これは、pseudo typeの誘導刺激を観察すると、誘導刺激が全体として(位相差180degのパターンも含めて)拡大／縮小、または回転するように見え、full typeの誘導刺激と弁別出来ない場合がかなり多いという被験者の内観報告とも一致する。

4. 3. 4 考察

4. 3. 4. 1 2次元運動の同化の空間範囲と空間的加算

Half-ring typeの誘導刺激による同化の空間範囲：Half-ring typeの結果は、2次元運動の同化に寄与する大域運動検出器の受容野は大きく、直径14degreesもしくは21degrees以上、面積にすると154degrees²もしくは346degrees²に及ぶことを示唆するものである。これらの値は、従来、運動の検出・方向弁別などにおける空間加重の特性から推定されきたものよりはかなり大きなものである。1.3.2項で述べたようにWatamaniuk & Sekuler (1992)は63degrees² までの範囲で空間加重が生じるとし、Morrone *et al.* (1995)は大域運動検出器の受容野が約80degrees²の広がりを持つとしている。従来報告されてきた中では、Morrone *et al.* (1995)の推定値が最も大きい、それでも今回の結果から推定された値の約半分以下となっている。

このような相違をもたらした要因の1つとして刺激の1次元運動成分の寄与が考えられる。既に述べたように、half typeの誘導刺激を用いた今回の実験では、誘導刺激の1次元運動成分の寄与を排除している。これに対し、Watamaniuk & Sekuler (1992)やMorrone *et al.* (1995)では運動方向がcoherentな信号ドットと方向がランダムなノイズドットが同一、もしくは隣接する領域に提示されている。従って、彼らの刺激条件で信号ドットとノイズドット間に同化が生じ、方向弁別に必要な信号ドットの比率が刺激面積の増加とともに減少するとすれば、その効果には2次元運動成分だけでなく1次元成

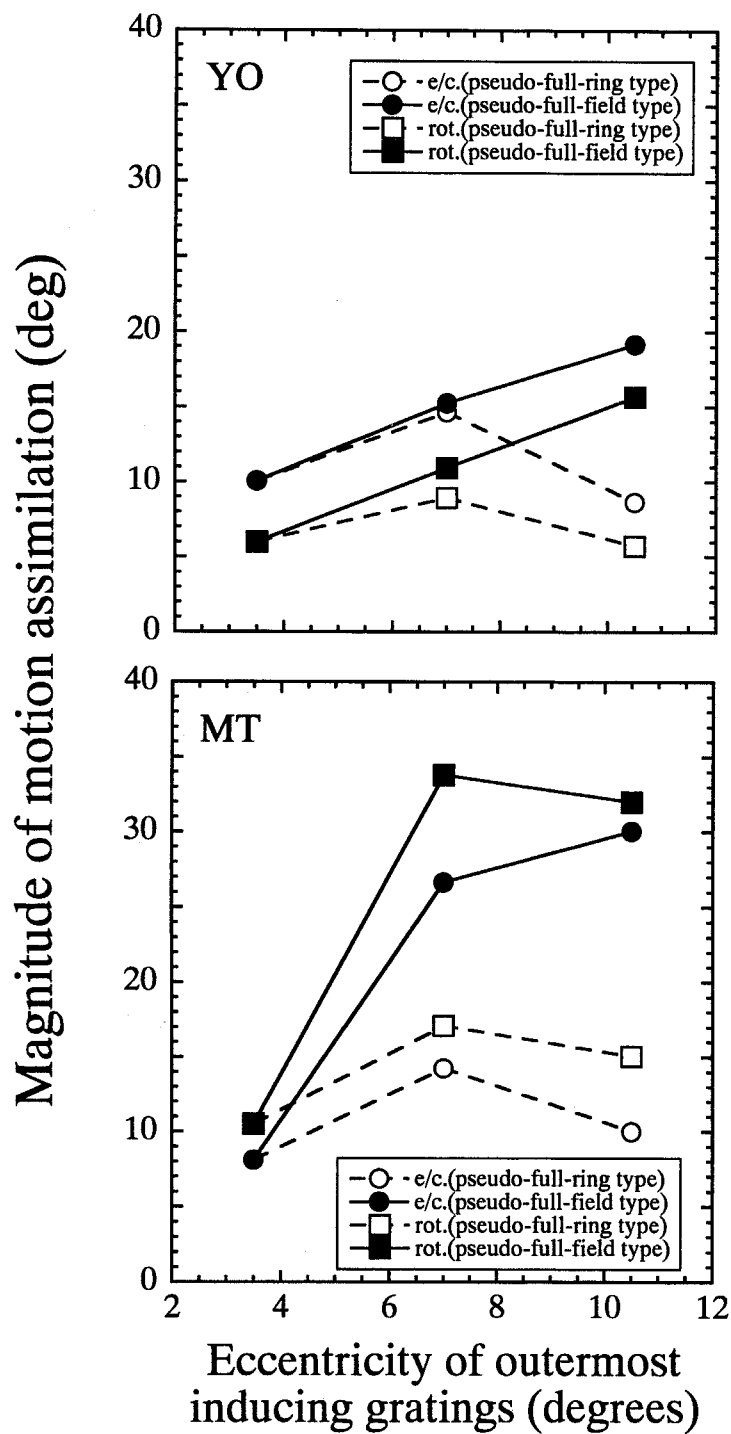


図4.17 Pseudo-full typeの誘導刺激による同化の空間範囲と空間的加算特性

2名の被験者について、pseudo-full typeの誘導刺激による結果を示す。各パネルの横軸は最外側の誘導パターンの偏心率、縦軸は誘導量である。

分の寄与も含まれている可能性が高い。今回のhalf typeとfull typeの誘導刺激による結果から明らかなように、1次元運動成分と2次元成分をともに含む近接領域間の同化は、2次元成分のみによる同化に比べて量的に極めて大きく、前者による効果がほぼ消失する刺激面積の領域で、後者による効果がなお持続しているかどうかを判定することは困難であろう。以上の議論から、Watamaniuk & Sekuler (1992)やMorrone *et al.* (1995)による空間的統合範囲の推定値は、2次元運動情報に限定したものではなく、1次元・2次元運動情報がともに寄与する場合の統合範囲を示すものと考えられる。実験4-1で得られたhalf-ring typeの誘導刺激による運動の同化は、大域運動検出器の空間特性を明らかにする上でより有効な、感度の高い測度であると言える。

同化の空間範囲とMST野細胞の受容野サイズ：今回得られた同化の空間範囲は2次元運動情報処理に関与するとされるMST野の神経細胞の受容野サイズと一致するものである。三上(1993)によれば、MST野の神経細胞の受容野は、受容野中心が偏心度0degrees(視野中央)にあるもので直径の平均値が15degrees程度、偏心度10degreesでは20degrees程度とされている。さらに偏心度が増すにつれて、直径40degreesから60degreesに及ぶものも見出されている(Saito *et al.*, 1986; Tanaka *et al.*, 1989; Tanaka & Saito, 1989; Duffy & Wurtz, 1991a,b; Graziano *et al.*, 1994)。実験4-2では装置上の制約から同化の空間範囲の上限を特定することは出来なかったが、刺激パターンが偏心度10degrees程度以内の範囲に提示されていることを考えると、直径14degreesもしくは21degrees以上という同化の空間範囲は、類似の偏心度における受容野サイズの推定値(三上,1993)とほぼ一致していると言える。MST野の神経細胞が図4.7の大域運動検出器の生理学的機構である可能性は高いと考えられる。

Half-field typeの誘導刺激による同化の空間的加算：2次元運動の同化がかなりの空間範囲に及ぶにも関わらず、half-field typeの結果は誘導刺激の個数(または面積)を増加させても誘導量は一定であり、同化の空間的加算が生じないことを示している。従って、今回の3つの条件[図4.9(a)、(b)、(c)]では、いずれも偏心度3.5degrees(最内側)の誘導パターンのみが有意な効果を及ぼし、7degrees、10.5degreesの誘導パターンは、それぞれ単独で(half-ring typeとして)提示された場合には同化を生じさせるものの、half-field typeの要素パターンとして誘導量を増加させるという点では無効であったと言える。half-field typeの誘導刺激による誘導量が、大域運動検出器の応答の大きさを反映している

とするならば、この結果は大域検出器が空間加重機能を持たないことを意味することになる。しかし、上述のWatamaniuk & Sekuler (1992)、Morrone *et al.* (1995)をはじめとした大域運動の検出・方向弁別に関する研究では、その広がり程度は別として、一定の範囲内では明確な空間的加算が生じることが確認されている。また、MST野の神経細胞も、受容野サイズの範囲内で刺激面積を増加させると応答が増大するという空間加重機能を持つことが明らかにされている(Tanaka & Saito, 1989; Lagae, Maes, Raiguel, Xiao & Orban, 1994)。これらの点を考慮すると、half-field typeの誘導刺激で同化の空間的加算が見られなかったことは、大域運動検出器そのものの特性というよりは、今回の実験状況に固有の要因が加算効果を阻害したことによると考えるのが妥当であろう。

現時点ではこの要因を特定するに足る実験的資料は十分とは言えないが、1つの可能性として、運動の同化がこれまで述べてきたような視覚的過程(sensory process)だけでなく注意の過程(attentional process)によっても影響を受ける^{*}、という点が挙げられる(Ramachandran, 1992)。注意の過程の関与を考える立場からは、今回の実験状況で被験者は偏心度の大きなhalf-ring typeの誘導刺激に対しては注意を向けていたが、half-field typeの誘導刺激に対してはテスト刺激と同心円上にある3つのパターンにのみ注目していたために、周辺部に付加された誘導パターンが効果を持たなかったという説明が可能であろう。近年、様々な視覚現象に注意の過程が関与するという心理学的・生理学的知見が蓄積されつつある(Treisman & Gormican, 1988; Hikosaka, Miyauchi & Shimojo, 1993; Motter, 1994; Desimone & Duncan, 1995; Treue & Maunsell, 1996)が、その詳細は明確にはなっていない。運動の同化における注意の役割は今後の研究課題の1つである。

Full type、pseudo-full typeの誘導刺激による同化：Full typeの結果は、ring、fieldいずれにおいてもhalf typeに比べ誘導量が大きく増加した。これは、テスト刺激近傍の誘導パターンが大きな効果を持つことを示しており、テスト・誘導刺激間の距離が小さいほど誘導量が大きくなるというhalf-ring typeによる結果(図4.10)と一致するものである。既に述べたようにfull typeの誘導刺激による効果は、2次元運動だけでなく1次元運動による同化の効果を含んでおり、両者を分離することは出来ない。即ち、half typeとの差には、テスト刺激近傍でほぼ同方向に運動する個々の誘導パターンによる1次元

^{*}運動の同化は注意の過程のみによって生じるという強い主張もあるが(Culham & Cavanagh, 1994)、これには反論が提出されている(Ramachandran, 1996)。

運動成分、テスト刺激近傍の複数の誘導パターンが生成する2次元運動成分が寄与しており、さらには両者間の促進的相互作用の寄与もあり得るであろう。いずれにせよ、full typeの結果は、前進歩行や眼球・頭部運動、あるいは視野内を移動する対象の観察といった日常的場面で生じうる同化の効果がかなり大きなものであることを示している。

Full-field typeの誘導刺激では、3名の被験者で偏心度7.5degreesまで、1名の被験者では10.5degreesまでの範囲で、完全ではないが明確な空間的加算が生じた。これは、同化の空間的加算がテスト刺激近傍の比較的狭い範囲に限定して生じることを意味しているが、この範囲が視覚的過程の特性によって規定されているものか、あるいは上述のような注意の過程によって規定されているのかについては、実験的資料をさらに蓄積する必要がある。

Pseudo-full typeの誘導刺激では、field typeで空間的加算が生じ、ring typeで偏心度の増加に伴う誘導量の減少が見られないという、定性的にはfull typeに近い結果が得られた。Pseudo-full typeの誘導刺激は、テスト刺激近傍の個々の誘導パターンが位相差180degで提示されており、それ自体では明確な運動情報を持ち得ない。従って、half-typeの誘導刺激に比べて誘導量が増加したのは、テスト刺激と反対側視野の誘導パターンが、テスト刺激近傍の誘導パターンを介してテスト刺激に同化効果を及ぼしたと考えられる。実際、4.3.3.2で触れたようにpseudo-full typeの誘導刺激は、しばしばテスト刺激と反対側視野の誘導パターンの運動に応じて、全体として拡大／縮小、回転するように見え、知覚的にfull typeと弁別することが困難である場合が多い^{*}。Pseudo-full typeによる誘導量のうち、half typeからの増加分はテスト刺激と反対側視野の誘導パターン→テスト刺激近傍の誘導パターン→テスト刺激という2次的な同化効果の存在を示すものと考えられる。

^{*}実験に参加した2名の被験者以外についても補足的観察を行い、このような誘導パターン間の同化が極めて強いものであることを確認した。また、被験者MTは本論文掲載の一部の実験に共同研究者として参加しており、実験計画・プログラムの内容を熟知していたが、pseudo-full typeの誘導刺激を観察した当初はfull typeと全く弁別が出来ず、テスト刺激近傍の誘導パターンの位相差が誤っていないかどうかの確認を要求した。

4. 3. 4. 2 1次元運動及び2次元運動の同化のメカニズム

同化の空間周波数特性及び輝度コントラスト特性：2次元運動の同化は、誘導刺激の空間周波数の上昇とともに減少するという明確な低空間周波数優位性を示すことが明らかになった。また、輝度コントラスト特性は、テスト・誘導刺激の輝度コントラスト比の対数値の線形関数で表現されることが示された。これらの結果は従来の研究 (Ramachandran & Cavanagh, 1987; Ido *et al.*, 1997) 及び第3章で検討した1次元運動の同化の特性と定性的には良く一致しており、量的な差異も実験に用いられた刺激布置の相違を考慮すれば説明可能であると思われる。本研究で行われた実験に関する限り、1次元運動と2次元運動の同化が、異なるメカニズムによって媒介されていることを積極的に示唆する結果は得られていない。

1次運動検出器間の相互作用と大域運動検出器・1次運動検出器間の相互作用：第3章では、1次運動検出器間の加算過程を仮定するモデルによって、1次元運動の同化における刺激依存性を説明するモデルを提案した(図3.9)。このモデルでは、1次運動検出器自体の応答は刺激の輝度コントラストと位相差の2つの要因によって変化するが、実験的に得られたテスト・誘導刺激の輝度コントラストの効果と誘導刺激の位相差の効果は、モデルの枠組み内で統一的な記述が可能であった。これら2つの刺激要因は個々の1次運動検出器の応答を規定するものであるが、さらに空間特性の異なる検出器間の相互作用の強さが各検出器の空間周波数選択性に依拠して変化すると仮定することによって、このモデルが1次元運動の同化の空間周波数・サイズ特性の説明にも適用可能であることが示されている (Ido *et al.*, 1997)。

一方、第4章で得られた2次元運動の同化は1次運動検出器レベルの相互作用では説明が困難であり、拡大／縮小、回転などの2次元的な運動に応答する大域検出器と1次運動検出器間の相互作用を仮定したモデルが要請される。本論文ではこのようなモデルの1つとして図4.7に示すものを提案した。前項で述べたように1次元運動と2次元運動の同化の刺激依存性に差異が見られなかったことから、第3章で検討した結果も含めて、本研究で得られた運動の同化はすべて大域運動検出器から1次運動検出器へのバイアスもしくはフィードバックによって媒介されるものであると考えられる。このような考えは、1次運動検出器間の加算過程を仮定した図3.9のモデルが誤りであることを意味するものではない。即ち、大域検出器を介したバイアスもしくはフィードバック効果の

大きさが、1次運動検出器の応答の大きさの比較的単純な関数によって表現されと考えることによって、図3.9のモデルと図4.7のモデルは矛盾なく統合可能である。

4. 4 まとめ

第4章ではまず、1次元並進運動だけではなく拡大／縮小、回転などの2次元運動においても同化が生じることを実験的に明らかにした。この結果をもとに第3章で示した1次元運動の同化のモデルを拡張し、2次元運動の同化に関するモデルを提案した。このモデルは、1次運動検出器と2次元・大域運動検出器間の促進的相互作用を仮定したものである。さらに、単一のパターンに対する運動の知覚が、パターンの位置と運動方向に応じて非対称性・異方性を示すことが明らかになった。次に、2次元運動の同化の空間特性を測定し、同化の及ぶ空間範囲は大きく、MST野に存在する2次元運動選択的神経細胞の受容野サイズと定性的に一致することを明らかにした。また、2次元運動成分のみによる同化は空間的加算を示さないが、1次元・2次元成分をともに含む場合には明確な空間的加算が生じること、及び2次元運動成分によって生じた同化が1次元運動の同化を引き起こすという、2次の同化効果が存在することなどが明らかにされた。2次元運動の同化の空間周波数特性と輝度コントラスト依存性は、1次元運動の特性とほぼ同様であった。この結果を見る限り、1次元・2次元運動の同化は、ともに1次運動検出器と2次元・大域運動検出器間の促進的相互作用によって媒介されていると考えられる。ここで得られた知見は、これまでほとんど未開拓であった、低次運動検出器と高次検出器間の相互作用という新しい研究領域の端緒を拓くものである。この領域での研究をさらに展開することによって、運動視機構の全体像を明らかにする試みが大きく進展する可能性がある。

第5章 結論

本研究では、環境の視覚的認識を達成する上で基本的な役割を果たしている、運動視機構の解明を進めるために、運動の検出過程、及び運動情報の相互作用に関する実験的・理論的解析を行った。

第1章では、視覚的運動情報検出の基本的枠組みと、輝度の時空間的な流れに基づいて局所的な運動情報を抽出する1次運動検出器、テクチャスアやコントラスト変調など、輝度分布の2次統計量に基づいて運動検出を行う2次運動検出器、及び1次・2次運動検出器が応答しない刺激の運動を検出する特徴対応型運動検出器について述べた。また、運動検出器間の相互作用について述べた。さらに、運動視機構の全体像を解明しようとする試みにおける、本研究の位置づけと意義を明らかにした。

第2章では、特徴対応型運動検出器の構造を明確にするために、まず古典的仮現運動の時空間・明暗コントラスト特性と、運動検出器の下位に存在する明暗コントラスト検出過程との関係を解析した。次に、分裂／融合運動事態における抑制的相互作用の空間周波数特性を解析した。これらの結果に基づき、特徴対応型運動検出器の応答が、明暗コントラスト検出過程を構成する時空間フィルターの時間特性、及び空間特性によって説明可能であることを明らかにした。さらに、特徴対応型運動検出器に対する色彩情報の寄与について、往復仮現運動消失現象の点から実験的検討を行った。ここで得られた知見は、その柔軟性の故に構造が不明確であった特徴対応型運動検出器についても、1次・2次運動検出器と同様運動の検出過程と相互作用の過程を包括したモデル構築が可能であることを示すとともに、モデル構築のための基礎的知見を提供するものである。

第3章では、1次元並進運動を対象として、同化の刺激依存性を定量的に測定し、その特性が、1次運動検出器間の促進的相互作用を仮定するモデルによって説明可能であることを明らかにした。第4章では、1次元並進運動だけではなく、拡大／縮小、回転などの2次元運動においても同化が生じることを実験的に明らかにし、1次運動検出器と2次元・大域運動検出器間の促進的相互作用の存在を示した。また、単一のパターンに対する運動の知覚が、パターンの位置と運動方向に応じて非対称性・異方性を示すことが明らかになった。さらに、2次元運動の同化の空間特性が、高次視覚野の2次元

運動に選択的応答を示す神経細胞の受容野特性と一致することを明らかにした。

第3章・第4章で行った実験的・理論的解析の主要な成果は、1次運動検出器とその出力間の促進的相互作用を包括的したモデルの基礎を確立したこと、及び1次運動検出器とより高次の大域運動検出器間にも促進的相互作用が存在することを明らかにしたこと、の2点に集約される。前者は、これまでの運動視研究でその存在は示されていたものの、明確な定式化が行われてこなかった運動情報間の促進的相互作用の過程を明らかにしたものである。ここで得られた知見を抑制的相互作用に関する知見と統合することによって、運動情報の相互作用全般に関する統一モデル構築への糸口が得られたと言える。後者は、1次運動検出器と大域運動検出器間の相互作用の解明という、これまで未開拓であった領域に関する研究の端緒を開くものであり、これをさらに展開することによって、運動視機構の全体像を明らかにする試みが大きく進展する可能性がある。

これに対し、本研究では未解決のまま残された課題も多い。主要な問題のいくつかについて述べると、まず第3章で提案したモデルでは、1次運動検出器のコントラスト特性が明確に規定されなかったために、誘導量の輝度コントラスト依存性を運動検出器の応答によって完全には定量化できなかった点が挙げられる。この原因の1つは、ヒトを含む全ての生体の視覚系が、複数の次元を持つ画像情報を細胞応答の大きさという1次元情報に還元する、「単一変数原理」に基づいた情報処理を行っていることによる。第3章のモデルとの関連で言えば、1次運動検出器の出力は、輝度コントラストという、本来運動とは次元の異なる刺激情報による制約を受けている。単一変数原理の制約は、色彩情報処理や両眼奥行き視、あるいは明暗順応過程など視覚のあらゆる側面に関係しており、視覚系がこの制約のもとでどのようにして様々な知覚次元の情報を分離・抽出しているかについて、多くの研究が行われているが、その詳細は未だ明らかではない。第3章のモデルの問題点は、視覚系による情報処理の本質的特徴が十分に解明されていないことと関連している。

残された課題の第2は、図3.1とほぼ同一の空間布置で、同化と対比という正反対の効果が生じることを説明するモデルの構築が挙げられる。この2つの効果は、2フレーム事態か多フレーム事態かという刺激の時間要因だけにとどまらず、空間周波数・輝度コントラストなどの要因によっても異なる影響を受け、これらを媒介する相互作用

が同じ処理段階にあるのか否かについてさえ、明確な結論が得られていない。この問題を解決することは、運動情報の相互作用全般に関する統一モデルの構築にとって重要なステップである。

第3の課題は、1次運動検出器と2次元・大域運動検出器間の促進的相互作用の詳細をより明らかにすることである。本研究ではこの相互作用が、大域運動検出器の出力が1次運動検出器の出力にバイアスとして加えられるとするモデルを提案したが、これを高次視覚野(大域運動検出器)から低次視覚野(1次運動検出器)へのフィードバック過程によるものとも考えることも可能である。これら2つの可能性を検証する有効な手法の1つは、同化の時間特性を詳細に解析することであるが、すでにこの方向での予備的検討が開始されており、興味深い知見も得られ始めている。現在直面しているいくつかの理論的・技術的困難を克服すれば、運動視機構の階層性をより明確に、かつ包括的に描き出す枠組みを確立することができると思われる。

序章で述べたように、運動の知覚は様々な機能を持つ、環境の視覚的認識にとって基本的な要素である。また、運動視機構は明暗・色彩・奥行き視機構などとも深く関わっている。この機構の解明は、視覚系全体、さらには脳機能を統一的に理解しようとする試みににとって重要な貢献をもたらすものであり、今後の研究によって、さらなる理論的・実験的展開がもたらされると期待される。

謝辞

本研究の推進と論文の作成にあたり、京都大学大学院人間・環境学研究科教授江島義道先生には、公私にわたり、また物心両面で多くのご指導・ご鞭撻を賜りましたことを深く感謝いたします。京都大学教授鯨岡峻先生、大東祥孝先生、船橋新太郎先生、杉万俊夫先生には、論文をまとめるにあたり貴重なご指摘を多数賜りました。

富山県立大学在職中は、笈田知義先生(京都大学名誉教授・前富山県立大学教授)、奥田實先生(現富山県立大学教授)をはじめとする多くの方々に、研究環境だけでなく私的な面でも多大のご支援をいただきました。京都工芸繊維大学工芸学部教授中野正大先生、太田喬夫先生、大橋良介先生には、研究・教育の両面にわたり、ご配慮を賜りました。

京都市立芸術大学助教授高橋成子先生、大阪樟蔭女子大学助教授飼原壽夫先生には、研究の理論的・技術的な面でご助力を賜りました。富山県立大学工学部助教授森周司先生には実験装置等の面で格別のご配慮をいただきました。NTT基礎研究所西田眞也氏、京都大学総合人間学部助手竹本篤史氏、労働科学研究所井戸啓介氏、京都大学大学院人間・環境学研究科博士後期課程2回生谷川昌司氏には、共同研究者としてご協力をいただきました。

京都大学大学院人間・環境学研究科江島研究室、富山県立大学工学部心理学的研究室、京都工芸繊維大学工芸学部心理学的研究室の学生諸氏には、長時間の実験や論文作成に関わる事務的作業に関してご協力をいただきました。特に、京都大学大学院人間・環境学研究科江島研究室花田光彦、京都工芸繊維大学工芸学部心理学的研究室原田啓、芝崎俊幸の諸氏には図表等の作成にあたり格別のご協力をいただきました。

皆様に感謝いたします。

引用文献

- Adelson, E. H. (1982) Some new illusions and some old ones analyzed in terms of their Fourier components. *Investigative Ophthalmology & Visual Science Supplement*, 22, 144.
- Adelson, E. H. & Bergen, J. R. (1985) Spatiotemporal energy models for the perception of motion. *Journal of the Optical Society of America, A*, 2, 2, 284-299.
- Adelson, E. H. & Movshon J. A. (1982) Phenomenal coherence of moving visual patterns. *Nature*, 300, 523-525.
- Albright, T. D. (1993) Cortical processing of visual motion. In Miles, F. A. & Wallman, J. (Eds.), *Visual Motion and its Role in the Stabilization of Gaze* (pp. 177-201). Oxford: Elsevier Science Publishers B. V.
- Anderson, S. J. & Burr, D. C. (1987) Receptive field size of human motion detection units. *Vision Research*, 27, 4, 621-635.
- Anstis, S. M., Giaschi, D. & Cogan, A. I. (1985) Adaptation to apparent motion. *Vision Research*, 25, 8, 1051-1062
- Anstis, S. M. & Rogers, B. J. (1975) Illusory reversal of visual depth and movement during changes of contrast. *Vision Research*, 15, 957-961.
- Ball, K. & Sekuler, R. (1980) Human vision favors centrifugal motion. *Perception*, 9, 317-325.
- Banta, A. R. & Breitmeyer, B. G. (1985) Stationary patterns suppress the perception of stroboscopic motion. *Vision Research*, 25, 10, 1501-1505.
- Braddick, O. (1974) A short-range process in apparent motion. *Vision Research*, 14, 519-527.
- Braddick, O. (1980) Low-level and high-level processes in apparent motion. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B290*, 137-151.
- Braddick, O. (1993) Segmentation versus integration in visual motion processing. *Trends in Neurosciences*, 16, 7, 263-268.
- Breitmeyer, B. G. (1984) *Visual masking: An integrative approach*. New York: Oxford University Press.

- Campbell, F. W. & Maffei, L. (1981) The influence of spatial frequency and contrast on the perception of moving patterns. *Vision Research*, 21, 713-721.
- Cavanagh, P. (1992) Attention-based motion perception. *Science*, 257, 1563-1565.
- Cavanagh, P., Arguin, M. & von Grunau, M. (1989) Interattribute apparent motion. *Vision Research*, 29, 9, 1197-1204.
- Cavanagh, P., Boeglin, J. & Favreau, O. E. (1985) Perception of motion in equiluminous kinematograms. *Perception*, 14, 151-162.
- Cavanagh, P. & Mather, G. (1989) Motion: The long and short of it. *Spatial Vision*, 4, 2/3, 103-129.
- Chang, J. J. & Julesz, B. (1983) Displacement limits for spatial frequency filtered random-dot cinematograms in apparent motion. *Vision Research*, 23, 12, 1379-1385.
- Chang, J. J. & Julesz, B. (1985) Cooperative and non-comparative processes of apparent movement of random-dot cinematograms. *Spatial Vision*, 1, 1, 39-45.
- Charles, E. R. & Logothetis, N. K. (1989) The responses of middle temporal (MT) neurons to isoluminant stimuli. *Investigative Ophthalmology & Visual Science*, 30, 427.
- Chubb, C. & Sperling, G. (1988) Drift-balanced random stimuli: A general basis for studying non-Fourier motion perception. *Journal of the Optical Society of America A*, 5, 11, 1986-2007.
- Culham, J. C. & Cavanagh, P. (1994) Motion capture of luminance stimuli by equiluminous color gratings and by attentive tracking. *Vision Research*, 34, 20, 2701-2706.
- Desimone, R. & Duncan, J. (1995) Neural mechanisms of selective visual attention. *Annual Reviews of Neuroscience*, 18, 193-222.
- Dobkins, K. R. & Albright, T. D. (1994) What happens if it changes color when it moves?: The nature of chromatic input to macaque visual area MT. *The Journal of Neuroscience*, 14, 8, 4854-4870.
- Duffy, C. J. & Wurtz, R. H. (1991a) Sensitivity of MST neurons to optic flow stimuli. I. A continuum of response selectivity to large-field stimuli. *Journal of Neurophysiology*, 65, 6, 1329-1345.

- Duffy, C. J. & Wurtz, R. H. (1991b) Sensitivity of MST neurons to optic flow stimuli. II. Mechanisms of response selectivity revealed by small-field stimuli. *Journal of Neurophysiology*, 65, 6, 1346-1359.
- Dunker, K. (1938) Über induzierte Bewegung (Ein Beitrag zur Theorie optisch wahrgenommener Bewegung). In Ellis, W. D. (Ed. & Trans.), *Source book of Gestalt psychology* (pp. 161-172) London: Routledge & Kegan Paul. (Reprinted from *Psychologische Forschung*, 1929, 12, 180-259.)
- Exner, S. (1888) Über optische Bewegungsempfindungen. *Biologisches Centralblatt*, 8, 437-448.
- Ferrera, V. P. & Wilson, H. R. (1987) Direction specific masking and the analysis of motion in two dimensions. *Vision Research*, 27, 10, 1783-1796
- Ferrera, V. P. & Wilson, H. R. (1990) Perceived direction of moving two-dimensional patterns. *Vision Research*, 30, 2, 273-287.
- Finlay, D. & von Grunau, M. (1987) Some experiments on the breakdown effect in apparent motion. *Perception & Psychophysics*, 42, 6, 526-534.
- Freeman, T. C. A. & Harris M. G. (1992) Human sensitivity to expanding and rotating motion: Effects of complementary masking and directional structure. *Vision Research*, 32, 1, 81-87.
- Georgeson, M. A. & Harris, M. G. (1978) Apparent foveofugal drift of counterphase gratings. *Perception*, 7, 527-536.
- Georgeson, M. A. & Harris, M. G. (1990) The temporal range of motion sensing and motion perception. *Vision Research*, 30, 4, 615-619.
- Georgeson, M. A. & Shackleton, T. M. (1989) Monocular motion sensing, binocular motion perception. *Vision Research*, 29, 11, 1511-1523.
- Gibson, J. J. (1979) *The Ecological Approach to Visual Perception*. Boston: Houghton Mifflin Company.
- Graziano, M. S. A., Andersen, R. A., & Snowden, R. J. (1994) Tuning of MST neurons to spiral motions. *The Journal of Neuroscience*, 14, 1, 54-67.

- Green, M. (1984) Masking by light and the sustained-transient dichotomy. *Perception & Psychophysics*, 35, 6, 519-535.
- Gurney, K. & Wright, M. J. (1996) Rotation and radial motion thresholds support a two-stage model of differential-motion analysis. *Perception*, 25, 5-26.
- Hikosaka, O., Miyauchi, S. & Shimojo, S. (1993) Focal visual attention produces illusory temporal order and motion sensation. *Vision Research*, 33, 9, 1219-1240.
- Hubel, D. H. & Livingstone, M. S. (1987) Segregation of form, color, and stereopsis in primate area 18. *The Journal of Neuroscience*, 7, 11, 3378-3415.
- Hubel, D. H. & Wiesel, T. N. (1962) Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in the cat's visual cortex. *Journal of Physiology*, 160, 106-154.
- Ido, K., Ohtani, Y. & Ejima, Y. (1997) Dependencies of motion assimilation and motion contrast on spatial properties of stimuli: Spatial-frequency nonselective and selective interactions between local motion detectors. *Vision Research*, 37, 12, 1565-1574.
- Johnston, A. & Wright, M. J. (1985). Lower thresholds of motion for gratings as a function of eccentricity and contrast. *Vision Research*, 25, 2, 179-185.
- Julesz, B. (1971) *Foundations of cyclopean perception*. Chicago: University of Chicago Press.
- Julesz, B., Gilbert, E. N. & Victor, J. D. (1978) Visual discrimination of textures with identical third-order statistics. *Biological Cybernetics*, 31, 137-140.
- Kahneman, D. & Wolman, R. E. (1970) Stroboscopic motion: Effects of duration and interval. *Perception & Psychophysics*, 8, 3, 161-164.
- Keck, M. J., Palella, T. D. & Pantle, A. (1976). Motion aftereffect as a function of the contrast of sinusoidal gratings. *Vision Research*, 16, 187-191.
- Kelly, D. H. (1979) Motion and vision II. Stabilized spatio-temporal threshold surface. *Journal of the Optical Society of America*, 69, 10, 1340-1349.
- Kinchla, R. A. & Allan, L. G. (1969) A theory of visual movement perception. *Psychological Review*, 76, 6, 537-558.
- Koenderink, J. J. & van Doorn, A. J. (1976) Local structure of movement parallax of the plane. *Journal of the Optical Society of America*, 66, 7, 717-723.

- Koenderink, J. J. (1986) Optic flow. *Vision Research*, 26, 1, 161-180.
- Kolers, P. A. (1964) The illusion of movement. *Scientific American*, 211, 4, 98-106.
- Kolers, P. A. (1972) *Aspects of Motion Perception*. Oxford: Pergamon Press Ltd.
- Korte, A. (1915) Kinematoskopische Untersuchungen. *Zeitschrift fur Psychologie*, 72, 193-296.
- Kulikowski, J. J. & Tolhurst, D. J. (1973) Psychophysical evidence for sustained and transient detectors in human vision. *Journal of Physiology*, 232, 149-162.
- Lagae, L., Maes, H., Raiguel, S., Xiao, D.-K. & Orban, G. A. (1994) Responses of macaque STS neurons to optic flow components: A comparison of areas MT and MST. *Journal of Neurophysiology*, 71, 5, 1597-1626.
- Lennie, P. (1980a) Perceptual signs of parallel pathways. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, B290, 23-37.
- Lennie, P. (1980b) Parallel visual pathways: A review. *Vision Research*, 20, 561-594.
- Levi, D. M. & Schor, C. M. (1984). Spatial and velocity tuning of processes underlying induced motion. *Vision Research*, 24, 10, 1189-1196.
- Livingstone, M. S. & Hubel, D. H. (1987) Psychophysical evidence for separate channels for the perception of form, color, movement, and depth. *The Journal of Neuroscience*, 7, 11, 3416-3468.
- Longuet-Higgins, H. C. & Pradny, K. (1980) The interpretation of a moving retinal image. *Proceedings of the Royal Society of London*, B208, 385-397.
- Loomis, J. M. & Nakayama, K. (1973) A velocity analogue of brightness contrast. *Perception*, 2, 425-428.
- Mackay, D. M. (1961) Visual effects of non-redundant stimulation. *Nature*, 192, 739-740.
- McKee, S. P., Silverman, G. H. & Nakayama, K. (1986) Precise velocity discrimination despite random variations in temporal frequency and contrast. *Vision Research*, 26, 4, 609-619.
- 三上章允 (1993) サルの大脳皮質の視覚情報処理 視覚の進化と脳 (pp. 105-130). 朝倉書店
- Morrone, M. C., Burr, D. C. & Vaina, L. M. (1995) Two stages of visual processing for radial and circular motion. *Nature*, 376, 507-509.

- Motter, B. C. (1994) Neural correlates of attentive selection for color or luminance in extrastriate area V4. *The Journal of Neuroscience*, 14, 2178-2189.
- Murakami, I. & Shimojo, S. (1993) Motion capture changes to induced motion at higher luminance contrasts, smaller eccentricities, and larger inducer sizes. *Vision Research*, 33, 15, 2091-2107.
- Nakayama, K. (1985) Biological image motion processing: A review. *Vision Research*, 25, 5, 625-660.
- Nakayama, K. & Silverman, G. H. (1984) Temporal and spatial characteristics of the upper displacement limit for motion in random dots. *Vision Research*, 24, 4, 293-299.
- Nakayama, K. & Silverman, G. H. (1985) Detection and discrimination of sinusoidal grating displacements. *Journal of the Optical Society of America A*, 2, 267-274.
- Nawrot, M. & Sekuler, R. (1990) Assimilation and contrast in motion perception: Explorations in cooperativity. *Vision Research*, 30, 10, 1439-1451.
- Neuhaus, W. (1930) Experimenttelle Untersuchung der Scheinbewegung. *Archiv fur die gesante Psychologie*, 75, 315-458.
- Nishida, S. & Sato, T. (1995) Motion aftereffect with flickering test patterns reveals higher stages of motion processing. *Vision Research*, 35, 4, 477-490.
- 大谷芳夫(1994)運動知覚の色彩及び時空間要因分析による研究 —「運動の捕捉現象」の解析— 文部省科学研究費補助金重点領域研究「感性情報処理の情報学・心理学的研究」平成5年度成果報告書、pp.45-48
- Ohtani, Y. & Ejima, Y. (1988) Relation between flicker and two-pulse sensitivities for sinusoidal gratings. *Vision Research*, 28, 1, 145-156.
- Orban, G. A., Lagae, L., Verri, A., Raiguel, S., Xiao, D., Maes, H. & Torre, V. (1992) First-order analysis of optical flow in monkey brain. *Proceedings of the National Academy of Science USA*, 89, 2595-2599.
- Pantle, A., Lehmkuhle, S. & Caudill, M. (1978). On the capacity of directionally selective mechanisms to encode different dimensions of moving stimuli. *Perception*, 7, 261-267.
- Ramachandran, V. S. (1987). Interaction between colour and motion in human vision. *Nature*,

328, 645-647.

- Ramachandran, V. S. (1992). In Carpenter, G. & Grossberg, S. (Eds.), *Neural networks in vision and image processing*. Boston, Massachusetts: MIT Press.
- Ramachandran, V. S. (1996) Motion capture and visual attention: Comments on Culham and Cavanagh (1994). *Vision Research*, 36, 1, 77-78.
- Ramachandran, V. S. & Anstis, S. M. (1983) Displacement thresholds for coherent apparent motion in random dot-patterns. *Vision Research*, 23, 12, 1719-1724.
- Ramachandran, V. S. & Cavanagh, P. (1987) Motion capture anisotropy. *Vision Research*, 27, 1, 97-106.
- Ramachandran, V. S. & Gregory, R. L. (1978) Does colour provide an input to human motion perception? *Nature*, 275, 55-56.
- Ramachandran, V. S. & Inada, V. (1985) Spatial phase and frequency in motion capture of random-dot patterns. *Spatial Vision*, 1, 57-67.
- Raymond, J. E. & Darcangelo, S. M. (1990) The effect of local luminance contrast on induced motion. *Vision Research*, 30, 5, 751-756.
- Regan, D. & Beverley, K. I. (1978) Looming detectors in the human visual pathway. *Vision Research*, 18, 415-421.
- Regan, D. & Beverley, K. I. (1980) Visual responses to changing size and to sideways motion for different directions of motion in depth: Linearization of visual responses. *Journal of the Optical Society of America*, 70, 11, 1289-1296.
- Regan, D. & Beverley, K. I. (1985) Visual responses to vorticity and the neural analysis of optic flow. *Journal of the Optical Society of America A*, 2, 280-283.
- Reichardt, W. (1959) Autocorrelation, a principle for the evaluation of sensory information by the central nervous system. In Rosenblith, W. A. (Ed.), *Sensory Communication* (pp. 303-317). Cambridge, Massachusetts: MIT Press.
- Reinhardt-Rutland, A. H. (1988). Induced movement in the visual modality: An overview. *Psychological Bulletin*, 103, 1, 57-71.
- Saito, H., Tanaka, K., Isono, H., Yasuda, M. & Mikami, A. (1989) Directionally selective

- response of cells in the middle temporal area (MT) of the macaque monkey to the movement of equiluminous opponent color stimuli. *Experimental Brain Research*, 75, 1-14.
- Saito, H., Yukie, M., Tanaka, K., Hikosaka, K., Fukada, Y., & Iwai, E. (1986) Integration of direction signals of image motion in the superior temporal sulcus of the macaque monkey. *The Journal of Neuroscience*, 6, 1, 145-157.
- Sekuler, R. & Blake, R. (1994) *Perception 3rd edition*. New York: McGraw-Hill.
- Sekuler, R. W. & Ganz, L. (1963) Aftereffect of seen motion with a stabilized retinal image. *Science*, 139, 419-420.
- Sekuler, R., Pantle, A. & Levinson, E. (1978). Physiological basis of motion perception. In Held, R., Leibowitz, H. W. & Teuber, H. L. (Eds.), *Handbook of Sensory Physiology* (Vol.VIII, pp. 67-96). Heidelberg: Springer.
- Smith, A. T. (1993) Two mechanisms for detecting second-order motion. *ARVO abstract: Investigative Ophthalmology & Visual Science*, 34, 1363.
- Smith, A. T., Snowden, R. J. & Milne, A. B. (1994) Is global motion really based on spatial integration of local motion signals? *Vision Research*, 34, 18, 2425-2430.
- Sperling, G. & Lu, Z. (1994) Immunity to pedestals distinguishes motion-energy from feature-tracking motion-perception mechanisms. *ARVO Abstract: Investigative Ophthalmology & Visual Science*, 35, 1390.
- Stone, L. S. & Thompson, P. (1992). Human speed perception is contrast dependent. *Vision Research*, 32, 8, 1535-1549.
- Tanaka, K., Fukada, Y., & Saito, H. (1989) Underlying mechanisms of the response specificity of expansion/contraction and rotation cells in the dorsal part of the medial superior temporal area of the macaque monkey. *Journal of Neurophysiology*, 62, 3, 642-656.
- Tanaka, K. & Saito, H. (1989) Analysis of motion of the visual field by direction, expansion/contraction, and rotation cells clustered in the dorsal part of the medial superior temporal area of the macaque monkey. *Journal of Neurophysiology*, 62, 3, 626-641.
- Thompson, P. (1982) Perceived rate of movement depends on contrast. *Vision Research*, 22,

377-380.

- Tolhurst, D. J. (1973) Separate channels for the analysis of the shape and the movement of a moving visual stimulus. *Journal of Physiology*, 231, 385-402.
- Tolhurst, D. J. (1975a) Sustained and transient channels in human vision. *Vision Research*, 15, 1151-1155.
- Tolhurst, D. J. (1975b) Reaction times in the detection of gratings by human observers: A probabilistic mechanism. *Vision Research*, 15, 1143-1149.
- Treisman, A. & Gormican, S. (1988) Feature analysis in early vision: Evidence from search asymmetries. *Psychological Review*, 95, 1, 15-48.
- Treue, S. & Maunsell, J. H. R. (1996) Attentional modulation of visual motion processing in cortical areas MT and MST. *Nature*, 382, 539-541.
- Tyler, C. W. (1973) Temporal characteristics in apparent movement: Omega movement vs. phi movement. *Quarterly Journal of Experiment Psychology*, 25, 182-192.
- Ullmann, S. (1979) *The Interpretation of Visual Motion*. Cambridge, Massachusetts: MIT Press.
- van de Grind, W.A., Koenderink, J. J., van Doorn, A. J., Milders, M. V. & Voerman, H. (1993). Inhomogeneity and anisotropies for motion detection in the monocular visual field of human observers. *Vision Research*, 33, 8, 1089-1107.
- van Essen, D. C. (1985) Functional organization of primate visual cortex. In Peters, A. & Jones, E. G. (Eds.), *Cerebral Cortex Vol. 3* (pp. 259-329). New York: Plenum.
- van Nes, F. L., Koenderink, J. J., Nas, H. & Bouman, M. A. (1967) Spatiotemporal modulation transfer in the human eye. *Journal of the Optical Society of America*, 57, 9, 1082-1088.
- van Santen, J. P. H. & Sperling, G. (1984) Temporal covariance model of human motion perception. *Journal of the Optical Society of America A*, 1, 5, 451-473.
- van Santen, J. P. H. & Sperling, G. (1985) Elaborated Reichardt detectors. *Journal of the Optical Society of America A*, 2, 2, 300-321.
- Victor, J. D. & Conte, M. M. (1990) Motion mechanisms have only limited access to form information. *Vision Research*, 30, 2, 289-301.
- Wallach, H. (1935) Translated by Wuerger, S., Shapley, R. & Rubin, N., 'On the visually

- perceived direction of motion by Hans Wallach: 60 years later'. *Perception*, 25, 1317-1367 (1996).
- Watamaniuk, S. N. J. & Sekuler, R. (1992) Temporal and spatial integration in dynamic random-dot stimuli. *Vision Research*, 32, 12, 2341-2347.
- Watson, A. B. (1979). Probability summation over time. *Vision Research*, 19, 515-522.
- Watson, A. B. (1986) Apparent motion occurs only between similar spatial frequencies. *Vision Research*, 26, 10, 1727-1730.
- Watson, A. B. & Ahumada, A. J. (1985) Model of human visual-motion sensing. *Journal of the Optical Society of America A*, 2, 2, 322-342.
- Wertheimer, M. (1912) Experimental Studies on the Seeing of Motion. In Shipley, T. (Ed. & Trans.), *Classics in Psychology* (pp.1032-1089). New York: Philosophical Library, 1961.
- Williams, D. & Phillips, G. (1987) Cooperative phenomena in the perception of motion direction. *Journal of the Optical Society of America A*, 4, 5, 878-885.
- Williams, D., Phillips, G. & Sekuler, R. (1986) Hysteresis in the perception of motion direction as evidence for neural cooperativity. *Nature*, 324, 253-255.
- Williams, D. & Sekuler, R. (1984) Coherent global motion percepts from stochastic local motions. *Vision Research*, 24, 1, 55-62.
- Wilson, H. R. (1991) Psychophysical models of spatial vision and hyperacuity. In Regan, D. (Ed.), *Vision and Visual Dysfunction*, vol. 10, *Spatial Vision* (pp.64-86). London: The Macmillan Press Ltd.
- Wilson, H. R., Ferrera, V. P. & Yo, C. (1992) A psychophysically motivated model for two-dimensional motion perception. *Visual Neuroscience*, 9, 79-97.
- Wilson, H. R. & Kim, J. (1994) A model of motion coherence and transparency. *Visual Neuroscience*, 11, 1205-1220.
- Wright, M. J. & Gurney, K. N. (1995) The discrimination of dynamic orientation changes in gratings. *Perception*, 24, 665-679.
- Yo, C. & Wilson, H. R. (1992) Perceived direction of moving two-dimensional patterns depends on duration, contrast and eccentricity. *Vision Research*, 32, 1, 135-147.

Zeki, S. (1993) *A Vision of the Brain*. Oxford: Blackwell Scientific Publications.